应用昆虫学报 *Chinese Journal of Applied Entomology* 2020, 57(1): 20–27. DOI: 10.7679/j.issn.2095–1353.2020.003

害虫生态调控的生态阈值及关键理论问题*

赵紫华** 高 峰

（中国农业大学植物保护学院昆虫学系，北京 100193）

摘 要 害虫种群可持续控制一直是农业生态学基础研究的关键问题之一，也是保障粮食安全的重要研究领域。如何以采用环境代价小、可持续性强及提质增效的生态技术进行害虫种群管理是近十年来国内外关注的热点问题，但一直缺乏完整具体可操作性的理论框架。本文以害虫生态调控为切入点，对生态阈值和生态效率进行了细致的论述，并尝试建立了生态阈值的技术指标。同时，本文对害虫生态调控中的关键理论问题进行了归纳，包括种群生态学模型、食物网结构、尺度效应以及生态能学等方面。最终本文对当前的研究进展做了展望，旨在促进害虫生态调控的进一步发展。

关键词 害虫综合治理；种群；生物防治；生态阈值；生态系统

Ecologically based pest management: Key issues and ecological threshold

ZHAO Zi-Hua** GAO Feng

(Department of Entomology, College of Plant Protection, China Agricultural University, Beijing 100193, China)

Abstract Sustainable pest management is one of the most important issues in agricultural ecology and is essential to food security. Consequently, the development of environmentally friendly, sustainable, and effective, strategies to manage pest populations has been a focus of research over the past decade. Research in this field has, however, been hindered by the absence of a theoretical framework for ecologically based pest management. In this paper, we discuss the ecological threshold and efficiency of ecologically based pest management, and construct a series of ecological indices for the ecological threshold. We also summarize several relevant theoretical issues, including the population model, food web structure, spatial scale and ecological energy. Finally, we discuss the future of pest control with the goal of promoting the theoretical development of ecologically based pest management.

Key words IPM; population; biological control; ecological threshold; ecosystem

害虫种群可持续控制是农业生态学研究的传统问题之一，也是保障农业生态系统安全与健康发展的重要研究内容（戈峰，1998；陆宴辉等，2017）。农业生态系统中，害虫通过取食作物直接降低作物产量或传播病害间接降低作物质量，是农业作物生产的重要威胁，如何控制害虫种群一直是粮食生产和农业生态学的重要科学问题（尤民生等，2004）。长期以来，害虫综合治理（IPM）是害虫种群调控的核心技术，被世界各国所接受，IPM 是害虫管理策略选择和使用的决策支持系统，从生产、社会与环境的整体观念出发，本着预防为主的指导思想，安全、有效、经济、简易的原则，因地制宜，合理运用农业的、化学的、生物的、物理的方法，以及其他有效的生态手段，把害虫控制在不到危害的水平，以保证人畜健康和增加生产的目的（赵紫华，2016）。IPM 集成了多种害虫种群控制手段及方法，是从害虫种群监测、技术研究到田间应用的决策系统，在农业害虫种群控制及保障粮食生产发挥了巨大的作用（张文庆等，1998；戈峰等，2014）。

*资助项目 Supported projects：国家重点研发项目（2017YFD0200400）；宁夏全产业链创新示范项目（NKYZ-16-1003）

**通讯作者 Corresponding author，E-mail：zhzhao@cau.edu.cn

收稿日期 Received：2019-11-20；接受日期 Accepted：2019-12-26

实际上，IPM 完全基于防治指标或经济阈值的以经济为中心的理论体系之下，而经济阈值为防止有害生物发生量超过经济损害允许水平应采取防治措施时的有害生物种群密度，也可以称为防治指标（吕欣等，2007；赵紫华，2016）。通过田间标准与监测的取样方法调查害虫种群密度来确定采取的措施，这种经济阈值为基础的 IPM 没有考虑害虫本身的生态学特征，也没有考虑害虫种群动态过程的一系列过程，只是一种被动的阈值触发决策系统（赵紫华等，2015）。并且，随着 IPM 的发展，害虫的抗性随之而来，害虫与杀虫剂的博弈中导致用药量不断增加，用药频率加快，农药残留越来越严重。杀虫剂的频繁使用甚至导致了害虫的种群替代，新的耐药性害虫不断产生，给农业生产带来了新的威胁（陈学新等，2014）。甚至有研究表明 Bt 转基因棉在大面积种植过程中也能够引起棉铃虫的抗性问题（陆宴辉，2012）。因此，IPM 带来的一系列的环境问题成为制约现代农业发展的瓶颈问题，如何建立以生态系统为中心的环境友好型的害虫种群治理成为重要的研究领域，这种害虫生态调控概念由来已久，害虫生态调控以生态系统为核心，以综合的生态系统功能和服务为目的，不仅仅考虑生态系统的供给服务，同时考虑支持服务、调节服务以及文明服务（戈峰等，2014）。基于生态系统功能与服务的整体概念的害虫生态调控近十年来引起了全世界的广泛兴趣，但一直没有适合的方法框架形成可应用的系统，本文尝试建立新的方法来论述害虫生态调控的生态阈值。

1　害虫生态调控

害虫生态调控（Ecologically based pest management，EBPM）最初由美国科学家提出，主要为解决杀虫剂的滥用和农药残留问题，并且进一步推动发展有机农产品（Altieri *et al.*，1983）。实际上，害虫生态调控还一直缺乏理论上和技术上的支撑，自 20 世纪 90 年代以来，EBPM 在我国也得到了广泛的关注。在综合多位国内外学者研究的基础上，我们提出了 EBPM 的概念，EBPM 是根据生态学、经济学、社会学及环境学的基本原理，进行生态系统中的资源配置，综合使用生物防治和生境管理等多种调控手段，健全和发挥生态系统自身的功能，对作物-害虫-天敌食物链进行合理调节和控制，将害虫种群密度控制在可接受范围之内，从生态系统层次上实现害虫种群的生态调控（赵紫华，2015；Zhao *et al.*，2016a）。EBPM 的内涵在于采用生态学的方法，利用生物多样性、物种互作关系以及作物的抗性，全面发挥生态系统自身的调控作用，将害虫种群密度控制在一定的范围内（Tshernyshev，1995；Zhao *et al.*，2016a）。

这种害虫生态调控具备 5 个特征：第一，害虫种群控制的可持续性，害虫生态调控更注重害虫种群长期的动态过程及趋势，以更宏观的角度考虑害虫种群特征，通过增强生态系统功能，尤其是增加天敌在生态系统的流通性和存活率，将会对害虫种群产生持续的控制作用（Cohen *et al.*，1994；Tshernyshev，1995）；第二，害虫生态调控完全突破了传统的经济阈值体系，将害虫种群调控建立在生态系统功能与服务上，将可持续科学理论融入到害虫种群控制的理论体系中，而生态系统功能和服务作为生态系统最终的目标，这样实现了害虫种群控制方法策略与目标的统一，利于更好的保护生态系统（Matson *et al.*，1997；Bianchi *et al.*，2006）；第三，害虫密度的可接受范围，害虫作为生态系统的组成部分，需要确定一个可接受密度范围，这种可接受密度范围是新的防治损失与生态系统功能的权衡过程，与害虫综合治理 IPM 的经济损害允许水平有着显著的区别，经济损害允许水平是一个临界的害虫种群密度，在这个密度时实施人工防治的成本刚好等于采取防治而得到的经济利益，而害虫生态调控中可接受密度是指不显著改变群落结构和生态系统功能下能够稳定长期存在的种群密度范围（Barclay，1992；Choquenot and Parkes，2001）；第四，害虫生态调控综合了社会学和环境学的观点，以提高农产品的安全性和质量为主要目标，将以经济为中心转移到生态系统的可持续性上，这与目前国家的“绿水青山就是金山银山”理念一致，生态系统健康的价值难以衡量，彻底改变以粗放性的供给农业生产模

式，发展以生态系统功能和服务为中心的高效农业，也是将来现代农业的必经之路（Paoletti and Pimentel，1996；Chaplin-Kramer *et al.*，2013）；第五，害虫综合治理以效率为先，尤其是生产效率的提高，这同样突破了 IPM 的以产量和经济为中心的思路，注重生态系统效率，综合考虑生态系统成本和生态收益，以新的理论和技术重新定义害虫种群控制（Tang and Cheke，2008；Lima *et al.*，2014）。

2 生态阈值与生态效率

2.1 生态阈值

害虫生态调控虽然提出了几十年，但大多数还是理论上和概念上的探讨，一直缺乏可操作性的技术框架（赵紫华等，2015）。甚至很多害虫生态调控还在延续利用害虫综合治理中的经济阈值和防治指标，以害虫种群决策系统来采用一些具体的生态措施来进行生态调控，这些都迫切要求一种全新的害虫生态调控为基础的技术框架，同时这个技术框架也需要具备可操作性、简便性以及通用性等一系列特点（With *et al.*，2002；Zhang and Swinton，2009）。

生态阈值则具备上述要求，虽然生态阈值概念提出了很长一段时间，如何计算及实施则一直还是空白（Huggett，2005）。基于害虫生态调控，我们重新定义了生态阈值：生态阈值是指有害生物开始危害降低生态系统功能与服务时的种群密度。生态阈值综合考虑生态系统的供给服务、支持服务、调节服务与文化服务 4 项生态系统服务，以生态系统为核心，从生态安全、农业可持续、环境无代价的出发点，利用害虫种群与环境互作过程为手段，将害虫种群控制在可接受范围以内（Peterson *et al.*，2010）。生态阈值完全以生态系统为核心，目的在于增加生态系统自身的健康程度和抗虫性，这与害虫综合治理也并不矛盾。因为害虫综合治理中目前基本上实行“有虫就打，见虫就打”的化学防治策略，在害虫生态调控中化学防治则是最后一道防线，只有在进行严格的种群动态和环境的综合评价后才能够谨慎的进行化学防治（Dale and Polasky，2007）。

基于害虫与植物之间的关系，我们对生态阈值进行了探讨，首先害虫种群密度与经济损失之间的关系主要存在 3 种不同的形式（Vehvilainen *et al.*，2007）：第一种是低密度危害物种，在较低的害虫密度下就能表现出较大的经济损失；第二种是线性危害种群，害虫种群密度与经济损失之间的关系呈线性关系；第三种是高密度危害种类，这类害虫在较低密度下不表现经济危害，甚至还能够出现明显的超补偿效应，只有在高密度下才能表现出经济损失（Mann *et al.*，2010）（图 1）。因此我们对害虫种群密度划分为 3 个等级：可接受密度、预警密度与危害密度（图 2）。可接受密度是指不影响作物生产的害虫种群密度范围，甚至作物能够通过补偿作用抵消害虫的危害；预警密度是指害虫种群开始对作物产生危害，但减产率在 5%以下时的种群密度范围；危害密度是指害虫种群的造成减产率超过5%以上时的种群密度范围。同样害虫种群增长速度划分为 2 个梯度：可接受增长速度与预警增长速度。可接受种群增长速度是种群的正常增长；预警种群增长速度是指种群突然间增速繁殖或者大量迁入。

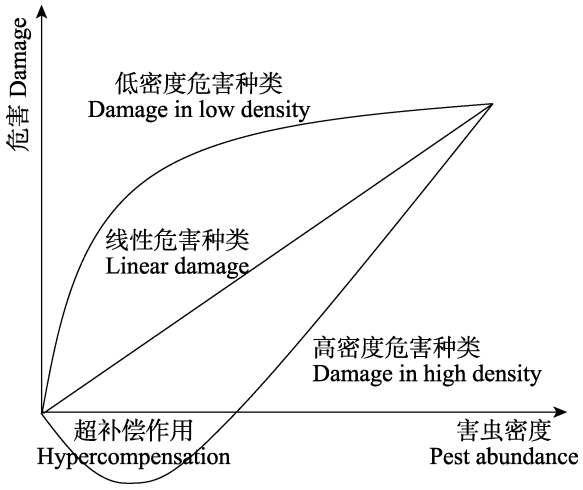

图 1 害虫密度与经济危害之间的关系

Fig. 1 The relationship between pest abundance and economic damage

2.2 害虫治理生态效率

一般而言，害虫治理生态效率是指生态系统的产出投入比（Headley，1972）。投入包括人为投入与非人为投入：人为投入包括天敌引入、生

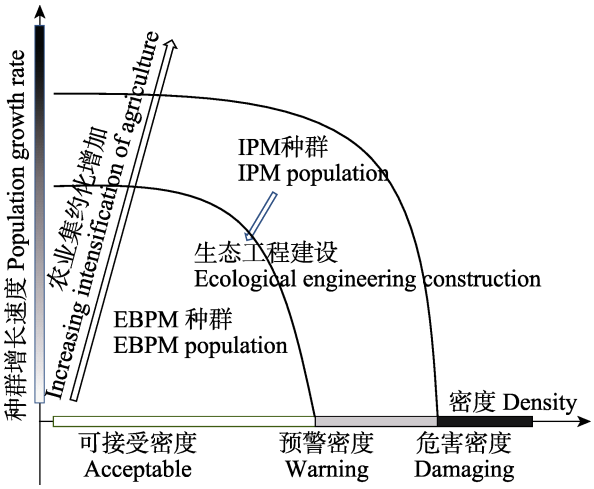

图 2　害虫种群生态调控的生态阈值技术框架图
Fig. 2　The ecological threshold of ecologically based pest management

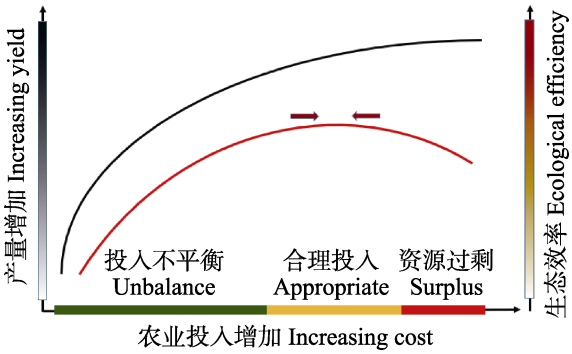

图 3　农业投入、产量增加与生态效率之间的关系
Fig. 3　The interaction among agricultural cost, production and efficiency

境改造、生态工程等一系列经济投入，非人为投入包括天敌自然控制作用（Crowder and Reganold，2015）；产出则主要指产品的产量和质量，通常以产品的总价值为体现。害虫生态调控不再强调经济阈值，不再设置以经济阈值为中心的防治指标，而以生态阈值和生态效率作为重要的衡量标准，高生态效率的管理方法能够得到很好的体现（Gurr *et al.*，2003）。

农业生态系统随着投入的增加，收益（产量、控害作用）一般会随着急剧增加，然后增速逐步下降甚至出现下降的趋势（图 3）。例如杀虫剂的使用，随着农药使用量增加，杀虫效果呈现增速逐步下降的趋势。过量的杀虫剂和肥料的使用促进了产量的增加，而对害虫种群则更为有利，集约化的农业更有利于害虫的种群增长（Zhao *et al.*，2016b）。而生态效率则不同，生态效率在投入适合的条件下最高，随着投入量的增加，生态效率就会显著下降。这种生态效率与投入的关系在多个具体的实验研究中被证实，因此，将农业生态系统维持在适合的管理成本和管理策略下是维持生态系统平衡和高效率的重要方面（Bianchi *et al.*，2006）。

害虫生态调控更重注效率问题，这同时也是现代农业和可持续发展的要求。将农业生态系统的投入控制在一定的范围内，采用新的生态效率指标衡量害虫种群生态调控更为合理，这样也更有利于农业生产的可持续性。

3　害虫生态调控的关键理论问题

3.1　种群生态学模型

种群生态模型是进行害虫种群预测的有效手段，指数模型与逻辑斯蒂模型是昆虫种群的两个经典模型，很多工作对这两个经典模型进行了改进，有效的预测了大量的昆虫种群增长及波动过程（Matsuda *et al.*，1992）。两物种竞争条件下也有经典落特卡-沃特泰勒（Lotka-Volterra）模型，研究了两个逻辑斯蒂种群的竞争过程。近年来，有学者研究了种群 Holling 系列模型，耗散模型，以微分动力学过程，各种新技术和新手段不断涌现，为昆虫种群动态的精确模型提供了更多的资源。虽然国际上有多个种群生态学模型提出，国内研究这个理论种群生态学还一直比较缺乏。当然，理论生态学模型与试验之间还存在一定的差异，如何运用简单、易用、可视化的种群生态学模型来解释复杂的生态学问题则是联系理论和试验种群生态学最重要纽带（Salles and Bredeweg，2006）。

3.2　天敌生态控害评价体系

天敌控害是 IPM 和 EBPM 的核心问题，如何定量化评价天敌控害功能一直害虫种群治理的难点（赵紫华，2016）。大量研究仅仅采用天敌多样性、物种数、丰度等群落生态学指标作为控害功能的间接替代指标，目前仅有田间罩笼等方法评价不同天敌力类群的控害能力，而有效评价天敌控害的物种特异性以及天敌之间的干扰

及互作过程还非常困难（Hassell and Varley，1969）。天敌在田间多数以群落形式存在，多物种相互作用共同形成的控害过程，如何解析天敌的控害过程以及综合评价多种天敌的增效/拮抗作用则是将来改善天敌群落提高控害研究的重要内容。这将为将来准备评价天敌的控害地位及功能建立重要的理论框架和技术路线（Rand *et al.*，2017）。

3.3 群落食物网

昆虫群落食物网拓扑学结构及功能解析能够阐明每个物种在生态系统中的功能和地位，也能够揭示不同物种的相互作用，并进一步探索天敌群落功能群组成的控害模式（van Lenteren *et al.*，2018）。近 10 年来，群落食物网一直是群落生态学和生物多样性研究的热点问题，并且对食物网的稳定性和功能探索则是群落食物网研究的最终目标，能够最终揭示不同环境下食物网受环境扰动的动态稳健性。食物网的功能在生态系统中已有多项研究证实，但农业生态系统中还一直缺乏理论性的框架来定量食物网结构改变后农业生态系统功能及服务的变化（Sint and Traugott，2016）。拓扑学与网络结构为食物网模型提供了多个重要的参数，节点数，连接数，连接长度，节点密度等等，食物网结构将会成为未来种群和群落生态学的重要发展方向（Staudacher *et al.*，2016）。

3.4 尺度效应

害虫生态调控应该在多大的空间尺度下进行也是一个重要的问题，群落和生态系统具有非常明显的空间尺度性（Baillod *et al.*，2017）。生态调控中很多技术则是一种尺度依赖性策略，界定适合的空间尺度是进行害虫生态调控的第一步，一般半径 0.2-10 km 的空间范围都是进行害虫生态调控的有效范围，然后研究群落结构及功能随空间变换的尺度效应则是解析天敌控害功能的另一个重要方面。不同天敌种群控害功能的尺度效应存在很大的差异，一般扩散能力强的天敌需要的空间尺度较大，而扩散能力弱的天敌对较小的空间尺度就有很强的响应（Karp *et al.*，2018）。因此，小尺度的试验结果如何应用在大尺度的景观水平上则是从试验到应用的重要瓶颈，而且物种特异性的尺度效应为害虫生态治理也带来了巨大的挑战（Muneret *et al.*，2018）。

3.5 生态能学

能量流动是生态系统的三大功能之一，是生态系统的内在共有特征。昆虫作为生态系统中的重要组成部分，它的生态能学研究受到极大的关注。一方面，结合生态系统结构与功能测定昆虫种群的能量动态，分析昆虫在生态系统中的作用与地位是昆虫生态能学的重要研究领域（Golley，1960；Wiegert and Peterson，1983）。另一方面，从生理生态学角度，分析昆虫的生态效率，以探讨昆虫的生态适应与生态对策，最优取食理论和捕食功能等（Wiegert and Peterson，1983；戈峰和陈常铭，1990）。

根据捕食性天敌完全依赖捕食猎物而获取能量，其摄入的能量相当于猎物的被捕食消耗量的原理，戈峰和丁岩钦（1996）率先提出以能量为统一单位，将捕食性天敌与害虫种群的数量密度、年龄结构、存活率及虫体含能量综合在一起，通过研究捕食性天敌种群的能量动态，定量分析捕食性天敌对害虫控制作用的生态能量分析方法。生态能学能够集成昆虫自然种群生命表和个体能学方法的优点，客观地反应出昆虫在自然条件下的捕食控害能力。但能量代谢参数的准确测量受温度、光照等因素影响，另外缺乏一个很好的完整的数据平台，田间生态能学的预测预报还有很大距离。国外已对上百种昆虫的个体能量收支和种群能量动态进行了研究（Wiegert and Peterson，1983）。而我国在这方面的研究却很少，迄今仅见棉铃虫 *Helicoverpa armigera*（吴坤君等，1986）、褐飞虱 *Nilaparvata lugens*（戈峰和陈常铭，1990）、狭翅雏蝗 *Chorthippus dubius* 以及中华草蛉 *Chrysoperla sinica*（Gao *et al.*，2008）和龟纹瓢虫 *Propylaea japonica*（Gao *et al.*，2010）的能量收支报告。

昆虫生态能学已发展到单种群能量动态模拟以及营养层内多种群相互作用模拟模型（Gutierrz *et al.*，1981）。这些生态能学模型把昆

虫能量消耗与同化及其对存活、繁殖、死亡统一起来，能够较好地进行田间种群动态的预测和模拟，推动了使害虫综合防治的理论发展和田间应用，有效地开展害虫的种群的生态调控，提高了有害生物的管理水平（Gao *et al.*，2010）。

3.6　景观复杂性

农业景观结构与过程是影响昆虫群落的重要因素，最近十几年以来，欧美大量生态学家都在积极探索通过农业景观修饰来进行害虫生态调控。例如，通过增加农业景观的非作物生境比例来增加天敌的多样性，或者研究害虫及天敌种群在作物生境与非作物生境的界面上研究边缘效应，最终构建加强害虫生态调控的农业景观格局（刘树生，2000；赵紫华等，2012）。而复杂农业景观中植物种类则是起到主导作用，植物的生态功能也不断被发现，包括诱集作用、趋避作用、指示作用、伴生作用、储存天敌等作用，同样这些功能植物也在不断的在农业生态系统中加以应用，通过增加生境复杂性来加强害虫生态调控（陈学新等，2014）。

生境复杂性与生态系统功能之间的关系还在进一步理解，利用生境复杂性来实现害虫生态调控的案例也在不断增加。通过在果园中设置生态岛来蓄养天敌，或者在农业中设置苜蓿条带增加天敌多样性，这些都能够有效的增加天敌的生态调控过程。生境复杂性包括组成、格局、过程、尺度都是农业景观优化设置的重要研究内容，综合考虑农业景观的不同因素来加强害虫生态调控则是将来通过景观复杂性设置的重要研究内容（Zhao *et al.*，2016a）。

4　展望

综上，害虫生态调控的理论和技术都急待加强，来保证我国农业生态系统的可持续性和健康发展（Rusch *et al.*，2016）。并且，在我国愈来愈关注生态安全的背景下，降低生态风险、提高生态效率、改善生态可持续性今后将会成为很长一段时间内农业发展的主题（邓从双等，2014；陆宴辉等，2017）。其中，害虫生态调控涉及多个领域，育种、栽培、农药、植物营养等，如何协调多领域共同发展，提高复合增效的技术将会是害虫生态调控的重要途经（Raymond *et al.*，2015）。

此外，害虫生态调控已经扩展到生态系统的多营养级食物网管理和调控，包括土壤-植食性昆虫-天敌系统与环境的互作过程，其中环境微生物也起到重要的调控作用（Gurr *et al.*，2017）。这些复杂的食物网结构和过程形成了生态系统中的能量流动，最终调控农业生态系统功能（Lescourret *et al.*，2015）。并且，害虫生态调控是一种多空间尺度的手段，从局部-田间-景观都形成了多种不同层级的技术手段，如何结合多空间尺度，采用复合的调控技术将会使害虫生态调控进入到新的发展阶段（Landis，2017；Stenberg，2017）。

参考文献 (References)

Altieri MA, Martin PB, Lewis WJ, 1983. A quest for ecologically based pest-management systems. *Environmental Management*, 7(1): 91–99.

Baillod AB, Tscharntke T, Clough Y, Batary P, 2017. Landscape-scale interactions of spatial and temporal cropland heterogeneity drive biological control of cereal aphids. *Journal of Applied Ecology*, 54(6): 1804–1813.

Barclay HJ, 1992. Modeling the effects of population aggregation on the efficiency of insect pest-control. *Research of Population Ecology*, 34(1): 131–141.

Bianchi FJJA, Booij CJH, Tscharntke T, 2006. Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: A review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings of the Royal Society of Biological Scienc*, 273: 1715–1727.

Chaplin-Kramer R, de Valpine P, Mills NJ, Kremen C, 2013. Detecting pest control services across spatial and temporal scales. *Agriculture Ecosystems and Environment*, 181: 206–212.

Chen XX, Liu YQ, Ren SX, Zhang F, Zhang WQ, Ge F, 2014. Plant-mediated support system for natural enemies of insect pests. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 51(1): 1–12. [陈学新, 刘银泉, 任顺祥, 张帆, 张文庆, 戈峰, 2014. 害虫天敌的植物支持系统. 应用昆虫学报, 51(1): 1–12.]

Choquenot D, Parkes J, 2001. Setting thresholds for pest control: How does pest density affect resource viability? *Biological Conservation*, 99(1): 29–46.

Cohen JE, Schoenly K, Heong KL, Justo H, Arida G, Barrion AT, Litsinger JA, 1994. A food-web approach to evaluating the effect

of insecticide spraying on insect pest population-dynamics in a philippine irrigated rice ecosystem. *Journal of Applied Ecology*, 31(4): 747–763.

Crowder DW, Reganold JP, 2015. Financial competitiveness of organic agriculture on a global scale. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(24): 7611–7616.

Dale VH, Polasky S, 2007. Measures of the effects of agricultural practices on ecosystem services. *Ecological Economics*, 64(2): 286–296.

Deng CS, Li S, Wang S, Zhang F, Pang H, 2014. A preliminary investigation on establishment of *Triticum aestivum* L.-*Rhopalosiphum maidis* (Fitch)-*Propylea japonica* (Thunberg) banker plant system. *Journal of Environmental Entomology*, 36 (6): 867–873. [邓从双, 李姝, 王甦, 张帆, 庞虹, 2014. 小麦玉米蚜-龟纹瓢虫载体植物系统的构建初探. 环境昆虫学报, 36(6): 867–873.]

Gao F, Jifon J, Liu X, Ge F, 2010. An energy budget approach for evaluating the biocontrol potential of cotton aphid *Aphis gossypii* by the ladybeetle *Propylaea japonica*. *Entomologia Experimentalis et Applicata,* 136(1): 72–79.

Gao F, Liu X, Ge F, 2008. Energy use by the Chinese green lacewing, *Chrysopa sinica* (Tjeder), and potential biological control of the cotton aphid, *Aphis gossypii* Glover. *Insect Science*, 14(6): 497–502.

Ge F, Chen CM, 1990. The respiratory metabolism and energy expenditure of the brown planthopper *Nilaparvata lugens* and the spider *Theridion octomaculatnm*. *Acta Entomologica Sinica*, 33(1): 35–42. [戈峰, 陈常铭, 1990. 褐飞虱和八斑球腹蛛的呼吸代谢及其能量消耗. 昆虫学报, 33(1): 35–42.]

Ge F, Ding YQ, 1996. The population energy dynamics of predatcious natural enemies and their pest control activity in different cotton agroecosystems. *Acta Entomologica Sinica*, 39(3): 266–272. [戈峰, 丁岩钦, 1996. 不同类型棉田捕食性天敌的种群能量动态及其对害虫控制作用. 昆虫学报, 39(3): 266–272.]

Ge F, 1998. The principles and methods of ecological regulation and management of pests. *Chinese Journal of Ecology*, 17(2): 38–42. [戈峰, 1998. 害虫生态调控的原理与方法. 生态学杂志, 17(2): 38–42.]

Ge F, Ouyang F, Zhao ZH, 2014. Ecological management of insects based on ecological services at a landscape scale. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 51(3): 597–605. [戈峰, 欧阳芳, 赵紫华, 2014. 基于服务功能的昆虫生态调控理论. 应用昆虫学报, 51(3): 597–605.]

Golley FB, 1960. Energy dynamics of a food chain of an old-field community. *Ecological Monograph*, 30(2): 187–206.

Gutierrz AP, 1981. A conceptual analysis of biological of essava pests in Africa. II cassavanealy bug. *Journal of Applied Ecology*, 25(1): 921–940.

Gurr GM, Wratten SD, Landis DA, You MS, 2017. Habitat management to suppress pest populations: Progress and prospects. *Annual Review of Entomology*, 62(1): 91–112.

Gurr GM, Wratten SD, Luna JM, 2003. Multi-function agricultural biodiversity: Pest management and other benefits. *Basic and Applied Ecology*, 4(2): 107–116.

Hassell MP, Varley GC, 1969. New inductive population model for insect parasites and its bearing on biological control. *Nature*, 223(5211): 1133–1135.

Headley JC, 1972. Economics of agricultural pest control. *Annual Review of Entomology*, 17(1): 273–286.

Huggett AJ, 2005. The concept and utility of 'ecological thresholds' in biodiversity conservation. *Biological Conservation*, 124(3): 301–310.

Karp DS, Chaplin-Kramer R, Meehan TD, Martin EA, DeClerck F, Grab H, Gratton C, Hunt L, Larsen AE, Martinez-Salinas A, 2018. Crop pests and predators exhibit inconsistent responses to surrounding landscape composition. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(33): 7863–7870.

Landis DA, 2017. Designing agricultural landscapes for biodiversity-based ecosystem services. *Basic and Applied Ecology*, 18(2): 1–12.

Lescourret F, Magda D, Richard G, Adam-Blondon AF, Bardy M, Baudry J, Doussan I, Dumont B, Lefevre F, Litrico I, Martin-Clouaire R, Montuelle B, Pellerin S, Plantegenest M, Tancoigne E, Thomas A, Guyomard H, Soussana J, 2015. A social-ecological approach to managing multiple agro-ecosystem services. *Current Opinion of Environmental Sustainability*, 14(4): 68–75.

Lima CHO, Sarmento RA, Rosado JF, Silveira MCAC, Santos GR, Neto MP, Erasmo EAL, Nascimento IR, Picanco MC, 2014. Efficiency and economic feasibility of pest control systems in watermelon cropping. *Journal of Economic Entomology*, 107(3): 1118–1126.

Liu SS, 2000. The chance, challenge, and strategy in integrated pest management. *Plant Protection*, 26(4): 35–38. [刘树生, 2000. 害虫综合治理面临的机遇、挑战和对策. 植物保护, 26(4): 35–38.]

Lu YH, 2012. Advance in insect pest management in Bt cotton worldwide (in Chinese). *Chinese Journal of Applied Entomology* 49(4): 809–819. [陆宴辉, 2012. Bt 棉花害虫综合治理研究前沿. 应用昆虫学报, 49(4): 809–819.]

Lu YH, Zhao ZH, Cai XM, Cui L, Zhang HN, Xiao HJ, Li ZY, Zhang LS, Zeng J, 2017. Progresses on integrated pest management (IPM) of agricultural insect pests in China. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 54(3): 349–363. [陆宴辉, 赵紫华, 蔡晓明, 崔丽, 张浩男, 肖海军, 李振宇, 张礼生, 曾娟, 2017. 我国农业害虫综合防治研究进展. 应用昆虫学报, 54(3): 349–363.]

Lv X, Lu YY, Zeng L, Liang GW, 2007. Economic thresholds of the oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis* (Hendel), in carambola orchards. *Acta Phytophylacica Sinica*, 34(5): 472–475. [吕欣,

陆永跃, 曾玲, 梁广文, 2007. 杨桃园桔小实蝇的防治指标. 植物保护学报, 34(5): 472–475.]

Mann RS, Gill RS, Dhawan AK, Shera PS, 2010. Relative abundance and damage by target and non-target insects on Bollgard and Bollgardll cotton cultivars. *Crop Protection*, 29(8): 793–801.

Matson PA, Parton WJ, Power AG, Swift MJ, 1997. Agricultural intensification and ecosystem properties. *Science*, 277(6478): 504–509.

Matsuda H, Ogita N, Sasaki A, Sato K, 1992. Statistical mechanics of population-the Lattice Lotka-Volterra Model. *Progress of Theoretical Physics*, 88(6): 1035–1049.

Muneret L, Thiery D, Joubard B, Rusch A, 2018. Deployment of organic farming at a landscape scale maintains low pest infestation and high crop productivity levels in vineyards. *Journal of Applied Ecology*, 55(3): 1516–1525.

Paoletti MG, Pimentel D, 1996. Genetic engineering in agriculture and the environment. *Bioscience*, 46(9): 665–673.

Peterson MJ, Hall DM, Feldpausch-Parker AM, Peterson TR, 2010. Obscuring ecosystem function with application of the ecosystem services concept. *Conservation Biology*, 24(1): 113–119.

Rand TA, Richmond CE, Dougherty ET, 2017. Using matrix population models to inform biological control management of the wheat stem sawfly, *Cephus cinctus*. *Biological Control*, 109(3): 27–36.

Raymond L, Ortiz-Martinez SA, Lavandero B, 2015. Temporal variability of aphid biological control in contrasting landscape contexts. *Biological Control*, 90(11): 148–156.

Rusch A, Chaplin-Kramer R, Gardiner MM, Hawro V, Holland J, Landis D, Thies C, Tscharntke T, Weisser WW, Winqvist C, Woltz M, Bommarco R, 2016. Agricultural landscape simplification reduces natural pest control: A quantitative synthesis. *Agriculture Ecosystems and Environment*, 221: 198–204.

Salles P, Bredeweg B, 2006. Modelling population and community dynamics with qualitative reasoning. *Ecological Modelling*, 195(1/2): 114–128.

Sint D, Traugott M, 2016. Food web designer: A flexible tool to visualize interaction networks. *Journal of Pest Science*, 89(1): 1–5.

Staudacher K, Jonsson M, Traugott M, 2016. Diagnostic PCR assays to unravel food web interactions in cereal crops with focus on biological control of aphids. *Journal of Pest Science*, 89(1): 281–293.

Stenberg JA, 2017. A conceptual framework for integrated pest management. *Trends of Plant Science*, 22(9): 759–769.

Tang S, Cheke RA, 2008. Models for integrated pest control and their biological implications. *Mathematical Bioscience*, 215(1): 115–125.

Tshernyshev WB, 1995. Ecological pest-management (EPM)-general approaches. *Journal of Applied Entomology*, 119(1): 379–381.

van Lenteren JC, Bolckmans K, Kohl J, Ravensberg WJ, Urbaneja A, 2018. Biological control using invertebrates and microorganisms: Plenty of new opportunities. *Biocontrol*, 63(1): 39–59.

Vehvilainen H, Koricheva J, Ruohomaki K, 2007. Tree species diversity influences herbivore abundance and damage: meta-analysis of long-term forest experiments. *Oecologia*, 152(2): 287–298.

Wiegert RG, Peterson CE, 1983. Energy transfer in insects. *Annual Review of Entomology*, 28(1): 455–486.

With KA, Pavuk DM, Worchuck JL, Oates RK, Fisher JL, 2002. Threshold effects of landscape structure on biological control in agroecosystems. *Ecological Applications*, 12(1): 52–65.

Wu KJ, Gong PY, Li XZ, 1986. Energy budgets of the cotton bollworm, *Heliothis armigera* (Hubner). *Acta Entomologica Sinica*, 29(2): 149–157. [吴坤君, 龚佩瑜, 李秀珍, 1986. 棉铃虫的能量收支. 昆虫学报, 29(2): 149–157.]

You MS, Liu YF, Hou YM, 2004. Biodiversity and integrated pest management in agroecosystems. *Acta Ecologica Sinica*, 24(1): 117–123. [尤民生, 刘雨芳, 侯有明, 2004. 农田生物多样性与害虫综合治理. 生态学报, 24(1): 117–123.]

Zhao ZH, Reddy GVP, Hui C, Li BL, 2016a. Approaches and mechanisms for ecologically based pest management across multiple scales. *Agriculture Ecosystems and Environment*, 230: 199–209.

Zhao ZH, Sandhu HS, Ouyang F, Ge F, 2016b. Landscape changes have greater effects than climate changes on six insect pests in China. *Science China Life Science*, 59(6): 627–633.

Zhao ZH, Ouyang F, He DH, 2012. Edge effects and spillover effects of natural enemies on different habitat interfaces of agricultural landscape. *Science China Life Science*, 42(10): 825–840. [赵紫华, 欧阳芳, 贺达汉, 2012. 农业景观中不同生境界面麦蚜天敌的边缘效应与溢出效应. 中国科学: 生命科学, 42(10): 825–840.]

Zhao ZH, Gao F, He DH, Ge F, 2015. Ecologically based pest management at multiple spatial scales. *Science China Life Science*, 45(8): 755–767. [赵紫华, 高峰, 贺达汉, 戈峰, 2015. 多尺度空间下害虫生态调控理论与应用. 中国科学: 生命科学, 45(8): 755–767.]

Zhao ZH, 2016. From “integrated pest management” to “ecologically based pest management”. *Chinese Science Bulletin*, 61(18): 2027–2034. [赵紫华, 2016. 从害虫“综合治理”到“生态调控”. 科学通报, 61(18): 2027–2034.]

Zhang WQ, Zhang GR, Gu DX, 1998. Biological control of rice planthopper by habitat manipulation and arthropod predators in dasha township. *Acta Ecologica Sinica*, 18(3): 283–288. [张文庆, 张古忍, 古德祥, 1998. 稻田生境调节和捕食性天敌对稻飞虱的控制作用. 生态学报, 18(3): 283–288.]

Zhang W, Swinton SM, 2009. Incorporating natural enemies in an economic threshold for dynamically optimal pest management. *Ecological Modelling*, 220(9/10): 1315–1324.