



生境管理——保护性生物防治的发展方向*

赵紫华^{1**} 欧阳芳¹ 门兴元² 刘军和³ 贺达汉⁴ 戈峰^{1***}

(1. 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;
2. 山东省农业科学院植物保护研究所 济南 250100; 3. 黄淮学院生物工程系 驻马店 463000;
4. 宁夏大学农学院 银川 750021)

摘要 生境管理是近年来保护性生物防治的重要研究方向,也是利用农业景观格局进行生物防治的重要策略。生境管理是指从农田景观的角度,在大时空尺度范围内进行多种作物与非作物生境的设计与布局,创造有利于天敌的环境条件,抑制害虫种群发生,达到减小环境污染、增强农业生态系统的控害保益功能,最终实现害虫种群控制的可持续性。景观尺度下的生境管理不仅强调单一农田生物控害作用,而是以多生境农业景观整体布局为指导,探索各种生境功能的整合利用,以发挥各种生境最大的生物控害潜能,为实现多目标生态服务价值管理提供重要的理论基础和现实依据。本文系统地总结了生境管理的研究内容与实现途径,论述了农业景观格局与过程对害虫种群控制的机理,并对作为保护性生物防治发展方向的生境管理研究趋势进行了展望。

关键词 控害保益功能,生态服务功能,生境组合设计,景观生态学,尺度

Habitat management in biological control

ZHAO Zi-Hua^{1**} OUYANG Fang¹ MEN Xing-Yuan² LIU Jun-He³
HE Da-Han⁴ GE Feng^{1***}

(1. State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; 2. College of Plant Protection, Agricultural University of Shandong, Jinan 250100, China 3. Department of Biological Engineering, Huanghuai University, Zhumadian 463000, China; 4. Agricultural School, Ningxia University, Yinchuan 750021, China)

Abstract Habitat management is one of the most important new directions in pest biological control. Through this method, landscape patterns and processes are designed to optimize pest management on a large spatial and temporal scale. Habitat management is used to enhance the activity of natural enemies and suppress pest populations through agricultural landscape design and manipulation aimed at creating the most favorable survival environment for natural enemies, and the least favorable environment for pest populations. At the same time, interspecific interactions are used to enhance pest management. Ideally, the resultant economic benefits and improved crop yields are sustainable long-term. The focus of most habitat management research has been on understanding the role of plant-based resources in the biology and ecology of predatory species, and the ability of these to enhance the suppression of pest populations. The core methodology has been the construction and design of agricultural structures in successive spatio-temporal scales, which enhance activity of, and predation by, predatory species in the agricultural landscape, thereby suppressing pest populations to the greatest extent. We analyzed previous habitat management studies and found that just four plant species have been tested in the majority of field evaluations, whereas plants native to the test area and perennial plants are underrepresented. We summarize the main research into methods of habitat management, which largely advocate pest management by modeling of “mosaic cycles”. Far less attention has been paid to additional ecosystem services that habitat management practices could

* 资助项目:国家自然科学基金重点项目(31030012)和国家自然科学基金面上项目(31260429)。

**E-mail: zihuazhao@126.com

*** 通讯作者, E-mail: gef@ioz.ac.cn

provide in managed landscapes. The condition and trend of habitat management are forecast. This paper not only addresses the biological control of insect pests, but also addresses other ecological services in habitat management. The function of different landscape factors is studied and analyzed. The aim of habitat management is to achieve multiple ecological services and to supply a theoretical basis for and the potential for pest management. We conclude that addressing habitat management with multiple ecosystem service goals can decrease dependence on agro-chemical fertilizers and insecticides.

Key words biological control service, ecological service, habitat manipulation, landscape ecology, scale

半个世纪以来,农业的集约化发展导致了农业景观的显著变化,土地覆盖类型的迅速变化与农田化肥农药的使用,给农业生物多样性造成了极大地威胁。由于作物生境经常处于频繁和高度的人为干扰,大多作物生境,尤其是大规模的单一作物生境不能维持一个健康稳定的天敌群落 (Bianchi and van der Werf, 2004; 赵紫华等, 2011b)。过去生物防治的理论主要以作物生境为核心,采用物理、化学以及生物的方法进行作物生境的管理和设置,对害虫种群进行控制;即使是天敌的释放以及助迁,也都是以作物生境为研究对象,极少关注作物生境以外的生境类型 (Landis *et al.*, 2000; Pluess *et al.*, 2010)。近年来,随着研究手段和观测技术的提高与改进,以及昆虫迁飞行为特征研究的深入,逐渐发现害虫及其天敌通常在不同的生境(作物生境与非作物生境)中频繁的迁入迁出;害虫在农业景观中的不同生境转移成为多种害虫的重要特征,人们愈来愈认识到农田害虫的发生与大尺度空间环境因素(特别是非作物生境)有着不可忽视影响 (Bianchi *et al.*, 2010; Gardiner *et al.*, 2010)。大量实验也表明,景观尺度上的农田环境结构变化对害虫发生以及天敌控害有重要的影响作用 (戈峰和丁岩钦, 1997b; Tscharrntke *et al.*, 2007; Jonsson *et al.*, 2008);而生境管理作为保护性生物防治的重要手段之一,能够从大尺度农业景观上进行多生境的规划与布局,增加农业生态系统的控害保益功能 (Abate *et al.*, 2000; Bianchi *et al.*, 2006; Milder *et al.*, 2008)。因此,生境管理已成为近年来保护性生物防治的重要研究方向,也是利用农业景观格局进行生物防治、实现控害保益功能的有效途径。本文在解析前人研究的基础上,结合我们最近的工作,系统论述了生境管理的概念、理论以及方法,从景观的角度阐述了实现生境管理的途径和方法,最后对生境管理的发展前景以及趋势进行了展望,为害虫种群控制提供新的思路与新方

法。

1 害虫生境管理的概念

生境管理最早是指对野生生物生境进行的人工管理,以利于野生生物种群的生存和繁衍 (Burger and Linduska, 1967)。近年来生境管理的理论和方法才逐步的应用于害虫种群可持续治理,如 Landis 等 (2000) 对有关害虫的生境管理理论和方法进行了介绍,认为害虫生境管理作为保护性生物防治的分支,是指通过改变资源的空间配置来实现天敌最优的控害作用,它可以是发生在作物尺度、田间尺度,也可以是在景观尺度。Brewer 和 Goodell (2012) 从作物产量、生物防治与生境管理等方面综合论述了害虫控制的方法和途径,并指出将多种生态服务功能结合起来,认为研究生境管理对害虫种群控制的影响是将来的重要发展方向。

由于现代农业主要以产量与利润最大化的生产系统为目标,物质与经济利益主导着农业景观的发展和布局,但随着社会经济的发展,环境问题的日益突出,生态系统服务功能逐步受到更多的重视,人们已经注意到经济价值只是生态系统提供的一部分功能,农业对社会提供的其他更广泛的生态系统服务价值应该受到进一步的需要和重视 (戈峰和李典谟, 1997a; 欧阳芳和戈峰, 2011)。其中,系统的控害保益功能是生态系统服务价值中的重要方面 (欧阳芳等, 2013)。大规模滥用农药引起了农产品的安全性问题,很大一部分原因是忽视了生态系统的生物控害功能。为此,作者认为害虫的生境管理 (habitat management) 指在大时空尺度上进行多种生境的设计和布局,创造有利于天敌的环境条件,并同时抑制害虫种群,达到减小环境污染,增强农业生态系统的控害保益功能,最终实现害虫种群控制的可持续性。显然,生境管理是传统害虫综合治理方法的延续,在保障田间作物健康生长与高产的同时,充分利用农田

作物的合理布局,考虑害虫以及天敌的发生与转移,从空间与时间上对害虫种群进行控制。同时,生境管理又是一种突破田间尺度面向景观尺度的策略,以景观生态格局与过程的理念进行生境管理的内涵设计,主体是通过以农田土地与非农田土地、自然生境与人为生境、目标作物与非目标作物、短期作物与长期作物等多生境类型的组合和设计,增强生态系统控害保益功能,实现农业生态系统的可持续性。其目的就是恢复和维持农业生态系统天敌群落的功能实现害虫种群控制(赵紫华等,2012a,2012b)。可见,这种基于生境管理的害虫种群控制是一种新的视野和理念,是传统的害虫综合治理理论和方法在时间和空间上的外延和扩展(尤民生等,2004;贺达汉,2009),也是可持续农业与可持续科学的重要发展模式(Clark and Dickson,2003;Clark,2007)。

2 生境管理作用的原理

20 世纪以来,随着农业规模化与集约化的迅速发展,造成农业景观类型的急剧转变,这种景观变化对农业生态系统功能和生物多样性以及害虫种群控制的影响引起了国内外学者的广泛关注(贺达汉,2009;郑云开和尤民生,2009;欧阳芳与戈峰,2011;Landis *et al.*,2000;Bianchi *et al.*,2006;Tscharntke *et al.*,2007)。很多研究表明,与作物斑块相邻植被类型和结构能够影响害虫及其天敌种群动态,通过大尺度农田作物布局或改变景观中非生物生境的植物物种组成及特征调节害虫与天敌群落的组成结构,以提高天敌的生物控害功能,抑制害虫种群发生(Abate *et al.*,2000;Bianchi *et al.*,2006;Thies *et al.*,2005,2008)。此外,非作物生境比例的降低和破坏也可能是导致害虫种群频繁暴发的重要原因,如草地、林地、田埂、湿地、荒地等这些非作物生境对天敌的越冬以及暂时避难提供了便捷的环境,有些非作物生境还提供了大量的食物资源和转移寄主,甚至提供了良好的栖息地(Tilman *et al.*,2002;Tscharntke *et al.*,2007;Zhao *et al.*,2012)。因此,人们的研究逐渐认识到害虫管理应从农田生态系统扩展到农田景观(戈峰和苏建伟,2002;赵紫华等,2012c)。

近年来,越来越多的科学家从景观的角度开展生物控害功能的研究。如 Schmidt 等(2004,2005,2008)通过多年的系统调查研究,发现农业

景观格局能够强烈的影响麦蚜以及天敌的种群动态,而且这种影响作用存在很强的尺度效应,其中草地与林地是影响害虫以及天敌种群的重要景观因子。Thies 等(2005,2008)观察到年度间的景观格局变化能够影响蚜茧蜂的寄生率,且随着景观中麦田比例的增加,蚜茧蜂的寄生率呈下降趋势。赵紫华等(2010,2011a,2012a)通过多年的大田研究表明,农业景观中各种不同景观因子在生物控害作用中都发挥着一定的作用和功能,草地与林地可提高天敌的多样性;裸地能够增加麦蚜有翅蚜的迁入量,大棚的白色反光能够抑制有翅蚜的迁入,而对天敌没有明显影响等。这些研究说明农业景观中各种不同的景观因子都发挥着独特的功能。但也有些研究并没有发现景观格局与害虫种群控制之间的关系。如 Menalled 等(1999)分析了景观格局与粘虫 *Pseudaletia unipuncta* 的寄生率关系,发现景观结构的复杂性与寄生率之间没有明显的相互关系。Vollhardt 等(2008)发现简单农业景观与复杂农业景观对麦蚜寄生蜂多样性与寄生率并没有显著的影响。尽管农业景观与生物控害功能的关系还存在较多的争议,但总体上这种相互关系还是被广泛支持和认可(Jonsen and Fahrig,1997;Jonsson *et al.*,2008;D'Alberto *et al.*,2012)。

景观格局影响害虫及天敌的因素很多,但对这种因素的总结并不多,大多仅仅描述了非作物生境能够增加生物控害作用,或者从景观指数上分析得到景观格局影响害虫种群控制(Bianchi *et al.*,2006;贺达汉,2009)。欧阳芳和戈峰(2011)结合景观生态学的理论,概括了景观格局的“质、量、形、度”4 种景观特征,并指出这 4 种景观特征是影响害虫及天敌种群主要因素。这 4 种概括是基于景观生态学理论基础上的总结。近年来基于农业景观格局的动态,提出了“马赛克循环体”(mosaic cycles)概念,认为马赛克循环体是指多种生境形成的异质性空间镶嵌体在时间序列上的演化过程(Wissel,1992;Kattwinkel *et al.*,2009)。这种马赛克循环体是以整体连续的生境理论来研究农业景观格局对害虫种群控制的影响(Kleyer *et al.*,2007)。因此,以这种马赛克循环体的整体观点发展了农业景观格局研究的新思路,以更大的时空尺度上进行农业景观的布局,使得生境管理的理论方法得到了进一步的完善

(Kattwinkel *et al.*, 2009)。

生境管理主要基于景观格局的设计实现生物控害保益功能。目前至少提出了以下 6 种假说以阐明景观格局生物控害作用原理: 1) 生物多样性控害假说(biodiversity control hypothesis)是指提高植物的多样性能够有效地降低害虫的危害, 从而提高天敌的生物控害功能(Landis *et al.*, 2000; Zhu *et al.*, 2000; Bianchi *et al.*, 2006); 2) 资源密度假说(resource concentration hypothesis)是指害虫发生由低营养级植物所决定, 多样化的植被可能会干扰害虫对寄主植物的搜索, 使得害虫在植物丰富度较高的生境中不能正常的搜索植物, 从而不利于害虫种群的增长, 反而在单一的生境中由于寄主的密度较高, 可能会更加有利于害虫的暴发(Root, 1973; Estes *et al.*, 2011); 3) 天敌控制假说(natural enemies hypothesis)则是指害虫的发生主要受高营养级的天敌控制, 而多样化的生境中较多的天敌对害虫的控制作用更强, 因此生境中设计引入维持天敌种群的生境能够起到对害虫的控制良好效果(Root, 1973; Estes *et al.*, 2011); 4) 生境丧失理论(habitat loss theory)是指农业景观中非作物生境只有在维持一定的比例时, 才能够有效的维持天敌种群; 它们之间存在一个阈值效应(30%左右), 当非作物生境比例在阈值以下时, 生物控害功能完全丧失(Samways, 2007); 5) 连通度与生境破碎化理论(connectivity and fragmentation theory)认为非作物生境是连接天敌在作物-非作物生境间转移的桥梁, 只有适当的连通度才能够有效的对天敌形成保护, 进而能够对害虫起到生物控制作用(Tscharntke *et al.*, 2002; Tscharntke and Brandl, 2004); 6) “推拉”作用假说(pull-push hypothesis)是基于化学生态学的假说, 指在田间引入吸引天敌的信息化学物质, 而在外面生境设置吸引害虫的信息化学物质, 以干扰害虫及其天敌对寄主的定位、求偶以及交配繁殖等行为, 最终实现害虫的控制(Cook *et al.*, 2007)。此外, 虽然近几年大量学者重新总结了自下而上(bottom to up)和自上而下(top to down)假说, 也有不少的相关研究工作, 但始终只能解释一些个别和局部问题, 并始终没有得到广泛的验证(Estes *et al.*, 2011)。其中, 最重要的作用机制还是从景观多样性、作物多样性以及品种多样性 3 个层次出发, 以充分发挥不同层次的生物多样性, 提高生物控害功能。

3 生境管理的方法

3.1 生境管理中功能植物的配置

保护与利用农业景观中特定的功能植物型是提高生物控害作用、增加农业生态系统的服务价值的重要方法。大多天敌具有较强的迁移性, 需要在多种生境相互扩散取食(Tscharntke *et al.*, 2002), 例如寄生蜂幼虫寄生, 而成虫需要取食花粉花蜜。而且作物在一年中存在一段空闲期, 这段时间为裸露地, 天敌几乎无法生存, 只能转移到旁边的生境中, 而不能转移到合适生境中的天敌只能很快的死亡。此外, 生境中植物的类型也可以改变害虫及其天敌的行为。例如, 寄生性天敌在寻找寄主时需要依靠植物的挥发性气味寻找寄主, 这些挥发性气味的使用可以在天敌的“推拉”转移策略中实现对农业生态系统的控制(Cook *et al.*, 2007)。如 Gohole 等(2005)发现糖蜜草(*Melinis minutiflora*)产生的挥发性物质可以对这种螟蛾科雌虫产生趋避作用, 但又显著提高寄生性天敌 *Cotesia sesamiae* 的种群数量; 在玉米田中套种这种植物也可以明显降低玉米螟的危害, 并且同样能够提高寄生蜂的寄生率。显然, 作物生境周围的植物组成以及结构影响着天敌的生物控害功能(Landis *et al.*, 2000; Thomson and Hoffmann, 2006)。

功能植物种类的配置是实现农业景观中害虫种群控制的关键因素。作为一种功能植物通常需要具备 4 种重要的特征: (1) 能够提供适合的花粉及花蜜等食物资源, 这些食物资源可作为寄生蜂必须的食物, 有时也能为捕食性天敌提供替代食物; (2) 这些植物能够维持大量的植食性昆虫, 但作物害虫不能取食, 而且这些植食性昆虫不能在生境斑块之间扩散危害, 天敌可能把这些植食性昆虫作为替代猎物, 在作物生境中害虫种群较低时仍然能够在其他生境中维持天敌种群较高的密度, 一旦作物生境害虫暴发, 这些天敌能够迅速涌入作物生境, 发挥生物控害功能; (3) 具有特定的物理结构, 有些天敌需要越夏或越冬, 这种特定的物理结构适合天敌的躲避, 以避免更高营养级动物的取食; (4) 能够产生挥发性物质, 这种挥发性物质对害虫及天敌有趋避作用或诱集作用, 在农业景观以“推拉”理论采用这种方法也能够得到很好的生物防治效果(Cook *et al.*, 2007)。

目前,生境管理中使用最多的 4 种功能植物为法色草(*Phacelia tanacetifolia*),荞麦(*Fagopyrum esculentum*),香雪球(*Lobularia maritima*)和香菜(*Coriandrum sativum*),它们被多次证明能够吸引大量天敌种群,在景观中设置这些植物斑块能够有效的增加生物控害作用(Landis *et al.*, 2000; Kleijn *et al.*, 2006; Schmidt-Entling and Döbeli, 2009)。这 4 种植物全都为一年生,但实际上还存在很多其他的功能植物,如多年生草本、小灌木、藤本等。大量的进行功能植物筛选,研究植物对天敌种群的维持作用将是生境管理的一项非常重要的基础工作。最近,不少学者提出农田边缘是农业景观中应该充分利用的一种资源,筛选适合的农田边缘功能植物既能提高生物控害作用,同时还能增加经济效益。如 Frank 等(2007)发现农田周围种植野花能够有效的增加 5 种步甲的种群密度,这些野花能够为步甲提供转移寄主、替代猎物以及栖息环境等,当作物生境害虫暴发时,这些步甲能扩散进入作物中捕食而增加生物控害作用。

3.2 生境管理中最优空间设计的尺度效应

生境的空间尺度(粒度和幅度)范围对不同类群的昆虫影响很大,这与昆虫自身的扩散能力、体型大小、营养方式以及生活习性密切相关。如 Thies 等(2003)利用了 15 个农业景观、8 种空间尺度研究了叶甲 *Meligethes aeneus* 的寄生率与景观格局之间的关系,发现 1.5 km 的空间尺度是寄生率与景观格局相关系数最强的尺度,而且高营养级的寄生蜂与景观格局相关性较高发生在更大的空间尺度。Schmidt-Entling 和 Döbeli (2009)研究了蜘蛛对农业景观组成响应的尺度,也发现 1.5 km 的空间尺度内增加非作物生境的比例能显著提高蜘蛛的多样性和种群密度;但不同的物种对景观结构响应的尺度差异较大,也有些物种并没有表现出尺度效应(Schmidt *et al.*, 2008)。如有研究发现,农业景观格局变化干扰了天敌对害虫的搜索及生物控害作用,但也有报道表明农业景观格局变化与生物防治之间的没有明显的相关关系(With and King, 1999; Parry *et al.*, 2006; Tscharnke *et al.*, 2007)。这些研究采用的空间尺度半径不同,如 0.5、1.5、3、6、10 km 等,甚至还有更大的尺度,从而导致研究结果不同,甚至相反的结论(赵

紫华等, 2012b)。

尺度性是生物作用与景观过程中存在的普遍规律,随着尺度的推移,景观过程与生物之间的关系也在发生不断的变化,以生物防治的目标,探索景观过程与生物防治相互关系的空间尺度特征是生物控害功能的基础工作(Roland and Taylor, 1997)。所以,进行农业景观格局的设计和布局,空间尺度的研究是一项关键而基础的问题,最优空间尺度的研究和探索也是利用景观格局实现生物控害功能的前提(Schmidt *et al.*, 2008; Eilers and Klein, 2009)。

目前有关农业景观结构对害虫发生影响的报道不多,这可能是研究尺度单一的问题,虽然相关的研究考虑了植物的种类和非作物生境,但都是在某个单一尺度条件下的试验,事实上农业景观结构对害虫发生存在强烈的尺度效应,只有在一定的空间尺度下景观结构才能发挥重要的作用,而并不是在所有尺度下(Thies *et al.*, 2003; Brewer and Elliott, 2004; Bianchi *et al.*, 2006)。因此,在多尺度上研究景观结构的空间配置和过程对害虫种群发生的影响,从而进一步确定最优的空间尺度,是实现景观结构控制害虫种群的基础。在最优的空间尺度下进行不同景观因子的设计和配置,才能有效抑制害虫在斑块间的扩散,同时提高天敌的扩散成功率(Bianchi *et al.*, 2004; Milder *et al.*, 2008)。

3.3 生境斑块的空间格局优化

农业景观中生境斑块的空间组成及结构影响着害虫种群的发生。Pluss 等(2010)发现麦田生境周围的非作物生境能够有效的增加蜘蛛的多样性,这些蜘蛛在麦田蚜虫暴发时能迅速涌入麦田发挥生物防治作用。Schmidt-Entling 和 Döbeli (2009)研究表明作物生境周围种植野花增加了作物中蜘蛛的多样性,且这种农业景观的尺度效应为半径 1.5 km,在这种尺度上设计的景观布局才能够有效的提高生物防治效果。Woltz 等(2012)观测到景观结构的空间配置和斑块排列改变了作物生境中天敌的物种组成及多样性,且不同的景观因子是捕食性天敌丰富度的关键驱动因子。Gardiner 等(2010)发现不仅景观结构能够强烈的改变大豆生境中的步甲与蜘蛛的物种组成,而且不同的类群对景观尺度的响应不同,步甲主要依

赖爬行扩散,因而对景观结构响应的尺度小于蜘蛛对景观结构响应的尺度。Purtauf 等(2005)比较了景观结构与有机农业对害虫天敌种群的维持作用,发现景观特征在维持作物生境天敌多样性发挥着重要的功能,而有机农业则没有显著提高作物生境中的天敌多样性。

一般来说,昆虫由于特异的生活习性和扩散方式,在农业景观中扩散的空间距离是确定的,例如距离作物的非作物生境距离过大,可能会造成天敌的死亡率较高而失去维持天敌种群的作用(Bianchi *et al.*, 2010)。而且农业景观设计同时同样需要考虑能够切断害虫的转移扩散途径,例如农田边缘的杨树能够增加麦蚜迁飞入田的死亡率,也能抑制蚜虫向外扩散,这种有效的空间设计能够增加生物防治的效果。显然,优化农田景观中生境斑块的空间格局,是开展生境管理的重要途径。

3.4 多生境斑块的时间动态

农业景观中生境斑块的时间动态同样是影响害虫及天敌种群的重要因素。Holland 等(2009)研究了农业景观中农田与边界的时空动态对捕食性甲虫的影响,显示生境边界在5—6月份维持着大量的天敌资源,农田与边界的时空配置可有效的增强生物防治功能。Frank 等(2012)发现非作物生境的种植年限对天敌种群的维持也有重要的影响,种植2~4年的野花对天敌物种丰富度维持

的作用最大,而多样性则随着种植年限的延长而增加。Thomas 和 Hoffmann(2006)采用了天敌的标记-重捕技术进行农业景观中天敌的转移扩散规律调查,表明有些天敌种类在生境斑块不停的转移,例如白天在非作物生境中栖息,而夜晚进入作物生境中捕食。这说明不仅在大的时间尺度上,即使小的时间尺度上了天敌也有这种转移扩散规律。因此,农业景观中设置不同种植年限的非作物生境可能会维持更高的天敌多样性,从而更有利于发挥生物防治作用(Tilman *et al.*, 2002; Werling and Gratton, 2008)。

在各种不同生境中植物的物候期最好能够有一定的时间差,同时栽种以及收获可能会导致生境瞬间丧失而增加天敌的死亡率,而种植多种不同物候期的植物能够有效的使天敌在不同生境斑块之间转移,增加天敌的转移成功率(Bianchi *et al.*, 2005; Brewer and Goodell, 2012; Zhao *et al.*, 2012)。但这种景观设计需要对本地生物资源准确把握,尤其是对植物物候期的准确控制,能够在时间序列上创造连续的食物资源与栖息环境,为天敌提供最为便利的生存条件。而对于害虫,景观设计中尽量避免害虫能够利用植物不同的物候期进行斑块之间的转移扩散危害(Kruess, 2003; Poveda *et al.*, 2012)。

综上所述,有效的生境管理实施,首先确定农田景观区域的最优尺度,也就是在多大的空间范

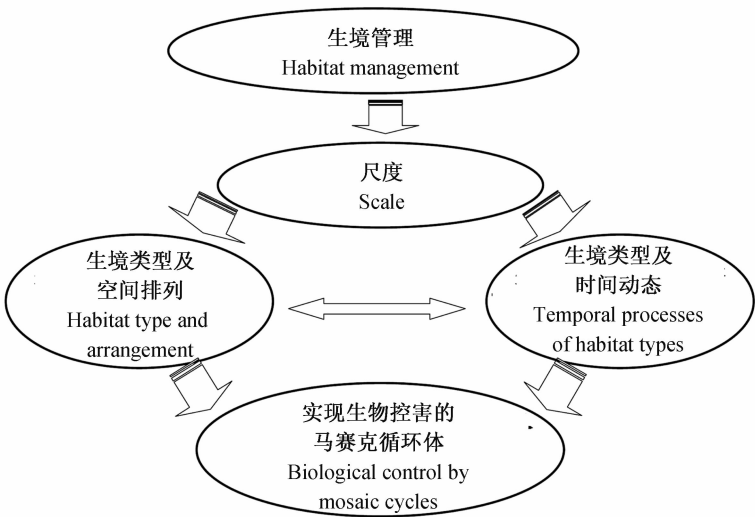


图 1 基于景观的生境管理的多生境组合设计与实现途径

Fig. 1 Habitat manipulation and design processes of biological control based on landscape scale

围下进行生境管理,然后筛选出功能植物;充分考虑害虫及其天敌在农田景观生境斑块的转移扩散规律,对景观中生境斑块进行空间排列和时间安排,并优化,最终设计出生态系统控害保益功能的马赛克循环体(图1)。

4 展望

保护性生物防治(conservation biological control,CBC)是近年来生物防治发展的新途径和新手段,它可通过提高天敌的种群数量和控制力来增加控害保益功能。其中,生境管理是保护性生物防治的重要手段之一,大量的试验也证明了生境管理对害虫种群控制的有效性(Caballero-López *et al.*, 2012; Chaplin-Kramer *et al.*, 2012)。但应用生境管理设计布局来实现害虫种群控制的方法现还只是在局部地区进行(Frank *et al.*, 2012; Holland *et al.*, 2012; Nakahira *et al.*, 2012; Werling and Gratton, 2012),对生境管理控害机制还不清楚,尤其是对农田景观中害虫、天敌的转移扩散规律不了解,它们的生态学特性与特异生境的关系在很大程度上还未知,从而制约了未来生境管理的发展与利用(Brewer and Elliott, 2004; Bianchi *et al.*, 2006; D'Alberto *et al.*, 2012)。而利用景观格局进行生物控害的根本在于生物多样性,无论是景观多样性、作物多样性、抑或品种多样性,这种以生物多样性为核心的理论说明景观格局中生物多样性的重要性,生物多样性导致各种空间资源的重新布局和分配,或在景观中引入其他功能植物,多样性是物种和生态系统的重要特征之一,这些可能是生物多样性提高生物控害功能的内在机制。景观多样性、作物多样性、品种多样性等生物多样性在生境中的控害机制是未来研究的重点。但是否还存在其他重要的内在机制也需要进一步的深入研究(Bianchi *et al.*, 2006; Eilers and Klein, 2009; Brewer and Goodell, 2012)。

生物控害在大尺度上的实现,关键是景观水平上各种生境的管理与调控(Wu, 2007; Tscharnke *et al.*, 2012)。目前生境管理大多是在农业景观上的重新规划和引入一些生境边缘植物,在经济效益方面显示了生境管理巨大潜力(Landis *et al.*, 2000)。而且,生境管理主要强调了害虫种群控制的价值,尤其强调了植物选择的范式,包括对天敌的吸引作用,花粉及花蜜的诱集作用,植物资源的

可用性,开花物候期,杂草的可用性等(Tscharnke *et al.*, 2005; Bianchi *et al.*, 2006)。然而,生境管理的方法在强调植物选择的同时,还存在很多重要方法的完善和优化,如需要通过研究农业景观中不同生境斑块的空间排列以及时间演化规律对害虫、天敌的影响,进行功能植物的筛选、多种生境的空间布局以及时间序列上的设计等;需要从景观的角度进行综合全面的规划,是未来有效实施生境管理的关键。

多生境组成以及异质性是农业景观的重要特征,这种多生境组成的农业景观的时空动态的马赛克循环体,是指由单一的破碎化生境或多种异质性生境形成的空间镶嵌体在连续的时间序列上形成的一种动态循环过程(Wissel, 1992; Brewer and Goodell, 2012)。对马赛克循环体分析表明,生境组成的空间排列能够影响作物生境中天敌物种组成以及多样性,从而对害虫种群控制产生较大影响(Overholta *et al.*, 2009; Letourneaul *et al.*, 2012),显然这种生境斑块的空间排列是一种静态的景观镶嵌体(马赛克景观),如何设计这种景观镶嵌体的空间排列是利用景观格局进行害虫种群控制研究的重要问题。此外,生境斑块的时间演化序列与空间配置组成了动态的马赛克循环体,在这种动态的马赛克循环体中害虫及天敌的种群只能适应这种动态的变化(Kattwinkel *et al.*, 2009; Overholta *et al.*, 2009),但在目前的农业马赛克循环体中,大面积单一作物种植是目前农业景观的主要特征,没有为天敌提供栖息地的生境斑块,导致农业景观中存在大量的天敌空白区,只能依靠化学农药进行防治,使害虫连年暴发,危害严重。显然,研究这种马赛克循环体的时空演化,利用马赛克循环体来设计害虫扩散的障碍,打通天敌转移的通道,将会是一项非常具有潜力的发展方向。

生境管理的实施秉承“预防为主,防治结合”的精神,体现在重在预防上(马世骏, 1976; 戈峰, 1998)。而且这种生境管理与目前最新的“绿色植保,公共植保”理念相辅相成,突出了当代植保内涵,将来的生境管理并不仅仅关注生物控害作用,而应以农业景观整体的观点出发,兼顾了作物的经济效益和生态服务功能,通过整合各种不同生境的功能并加以利用,以达到发挥各种不同生境最大的潜能,为达到多目标生态服务价值研究提供重要的理论基础和现实依据(Kleijn *et al.*,

2006; Tscharnkte *et al.*, 2007; Fiedler *et al.*, 2008; 夏敬源, 2010)。

致谢:感谢宁夏农林科学院植物保护研究所张蓉研究员和中国科学院动物研究所董兆克博士对本文初稿提出的宝贵意见。

参考文献 (References)

- Abate T, Huis A, Ampofo KO, 2000. Pest management strategies in traditional agriculture; an African perspective. *Annu. Rev. Entomol.*, 45: 631–659.
- Bianchi FJJA, van der Werf W, 2004. Model evaluation of the function of prey in non-crop habitats for biological control by ladybeetles in agricultural landscapes. *Ecol. Model.*, 171(1/2): 177–193.
- Bianchi FJJA, van Wingerden WKRE, Griffioen AJ, van der Veen M, van der Straten MJJ, Wegman RMA, Meeuwsen HAM, 2005. Landscape factors affecting the control of *Mamestra brassicae* by natural enemies in Brussels sprout. *Agr. Ecosyst. Environ.*, 107(2/3): 145–150.
- Bianchi FJJA, Booij CJH, Tscharnkte T, 2006. Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proc. Roy. Soc. B-Biol. Sci.*, 273(1595): 1715–1727.
- Bianchi FJJA, Schellhorn NA, Buckley YM, Possingham HP, 2010. Spatial variability in ecosystem services: simple rules for predator-mediated pest suppression. *Ecol. Appl.*, 20(8): 2332–2333.
- Burger GV, Lindusha JP, 1967. Habitat management related to bobwhite populations at Remington farms. *J. Wildlife Manage.*, 31(1): 1–12.
- Brewer MJ, Elliott NC, 2004. Biological control of cereal aphids in North America and mediating effects of host plant and habitat manipulation. *Annu. Rev. Entomol.*, 49: 219–242.
- Brewer MJ, Goodell PB, 2012. Approaches and incentives to implement integrated pest management that address regional and environmental issues. *Annu. Rev. Entomol.*, 57: 41–59.
- Caballero-López B, Bommarco R, Blanco-Moreno JM, Sans FX, Pujade-Villar J, Rundlöf M, Smith HG, 2012. Aphids and their natural enemies are differently affected by habitat features at local and landscape scales. *Biol. Control*, 63(2): 222–229.
- Chaplin-Kramer R, O'Rourke ME, Blitzer EJ, Kremen C, 2011. A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity. *Ecol. Lett.*, 14(9): 922–932.
- Clark WC, Dickson NM, 2003. Sustainability science: The emerging research program. *PNAS*, 100(14): 8059–8061.
- Clark WC, 2007. Sustainability science: A room of its own. *PNAS*, 104(6): 1737–1738.
- Cook SM, Khan ZR, Pickett JA, 2007. The use of push-pull strategies in integrated pest management. *Annu. Rev. Entomol.*, 52: 375–400.
- D'Alberto CF, Hoffmann AA, Thomson LJ, 2012. Limited benefits of non-crop vegetation on spiders in Australian vineyards: regional or crop differences? *Biocontrol*, 57: 541–552.
- Eilers EJ, Klein AM, 2009. Landscape context and management effects on an important insect pest and its natural enemies in almond. *Biol. Control*, 51(3): 388–394.
- Estes JA, Terborgh J, Brashares JS, Power ME, Berger J, Bond WJ, Carpenter SR, Essington TE, Holt RD, Jackson JBC, Marquis RJ, Oksanen L, Oksanen T, Paine RT, Pikitch EK, Ripple WJ, Sandin SA, Scheffer M, Schoener TW, Shurin JB, Sinclair ARE, Soulé ME, Virtanen R, Wardle DA, 2011. Trophic downgrading of planet earth. *Science*, 333(6040): 301–305.
- Fiedler AK, Landis DA, Wratten SD, 2008. Maximizing ecosystem services from conservation biological control: the role of habitat management. *Biol. Control*, 45(2): 254–271.
- Frank T, Kehrli P, Germann C, 2007. Density and nutritional of carabid beetles in wildflower areas of different age. *Agr. Ecosyst. Environ.*, 120(2/4): 377–383.
- Frank T, Aeschbacher S, Zaller JG, 2012. Habitat age affects beetle diversity in wildflower areas. *Agr. Ecosyst. Environ.*, 152: 21–26.
- Gardiner MM, Landis DA, Gratton C, Schmidt N, O'Neal M, Mueller E, Chacon J, Heimpel GE, 2010. Landscape composition influences the activity density of Carabidae and Arachnida. *Biol. Control*, 55(1): 11–19.
- Gohole LS, Overholt WA, Khan ZR, Vet LEM, 2005. Close-range host searching behavior of the stemborer parasitoids *Cotesia sesamiae* and *Dentichasmias busseolae*: Influence of a non-host plant *Melinis minutiflora*. *J. Insect Behav.*, 18(2): 149–169.
- Holland JM, Birkett T, Southway S, 2009. Contrasting the farm-scale spatio-temporal dynamics of boundary and field overwintering predatory beetles in arable crops. *Biocontrol*,

- 54;19 – 33.
- Holland JM, Moreby OS, Birkett T, Simper J, Southway S, Smith BM, 2012. Agri-environment scheme enhancing ecosystem services: A demonstration of improved biological control in cereal crops. *Agr. Ecosyst. Environ.*, 155:147 – 152.
- Jonsen ID, Fahrig L, 1997. Response of generalist and specialist insect herbivores to landscape spatial structure. *Landscape Ecol.*, 12:185 – 197.
- Jonsson M, Wratten SD, Landis DA, Gurr GM, 2008. Recent advances in conservation biological control of arthropods by arthropods. *Biol. Control*, 45 (2): 172 – 175.
- Kattwinkel M, Strauss B, Biedermann R, Kleyer M, 2009. Modelling multi-species response to landscape dynamics: mosaic cycles support urban biodiversity. *Landscape Ecol.*, 24(7):929 – 941.
- Kleyer M, Biedermann R, Henle K, Obermaier E, Poethke HJ, Poschlod P, Schroder B, Settele J, Vetterlein D, 2007. Mosaic cycles in agricultural landscapes of Northwest Europe. *Basic Appl. Ecol.*, 8:295 – 309.
- Kleijn D, Baquero RA, Clough Y, Díaz M, Esteban JD, Fernández F, Gabriel D, Herzog F, Holzschuh A, Jöhl R, Knop E, Kruess A, Marshall EJP, Steffan-Dewenter I, Tscharntke T, Verhulst J, West TM, Yela JL, 2006. Mixed biodiversity benefits of agri-environment schemes in five European countries. *Ecol. Lett.*, 9(3):243 – 254.
- Kruess A, 2003. Effects of landscape structure and habitat type on a plant-herbivore-parasitoid community. *Ecography*, 26(3):283 – 290.
- Landis DA, Wratten SD, Gurr GM, 2000. Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annu. Rev. Entomol.*, 45:175 – 201.
- Letourneau DK, Allen SGB, Stireman III JO, 2012. Perennial habitat fragments, parasitoid diversity and parasitism in ephemeral crops. *J. Appl. Ecol.*, 49(6): 1405 – 1416.
- Menalled FD, Marino PC, Gage SH, Landis DA, 1999. Does agricultural landscape structure affect parasitism and parasitoid diversity? *Ecol. Appl.*, 9(2):634 – 641.
- Milder JC, Lassoie JP, Bedford BL, 2008. Conserving biodiversity and ecosystem function through limited developments; an empirical evaluation. *Conserv. Biol.*, 22 (1):70 – 79.
- Nakahira K, Takada Y, Teramoto T, Kagoshima K, Takagi M, 2012. Control of potato aphids by the addition of barley strips in potato fields: a successful example of vegetation management. *Biocontrol Sci. Technol.*, 22 (10): 1155 – 1165.
- Overholta WA, Marklea L, Rosskopf E, Manriquea V, Albanob J, Cavea E, Adkinsb S, 2009. The interactions of tropical soda apple mosaic tobamovirus and *Gratiana boliviana* (Coleoptera: Chrysomelidae), an introduced biological control agent of tropical soda apple (*Solanum viarum*). *Biol. Control*, 48(3):294 – 300.
- Parry HR, Evans AJ, Morgan D, 2006. Aphid population to agricultural landscape change: A spatially explicit, individual-based model. *Ecol. Model.*, 199 (4): 451 – 463.
- Pluess T, Opatovsky I, Gavish-Regev E, Lubin Y, Schmidt-Entling MH, 2010. Non-crop habitats in the landscape enhance spider diversity in wheat fields of a desert agroecosystem. *Agr. Ecosyst. Environ.*, 137 (1/2): 68 – 74.
- Poveda K, Martinez E, Kersch-Becker M, Bonilla MA, Tscharntke T, 2012. Landscape simplification and altitude affect biodiversity, herbivory and Andean potato yield. *J. Appl. Ecol.*, 49(2):513 – 522.
- Purtauf T, Roschewitz I, Dauber J, Thies C, Tscharntke T, Wolters V, 2005. Landscape context of organic and conventional farms: influences on carabid beetle diversity. *Agr. Ecosyst. Environ.*, 108(2):165 – 174.
- Roland J, Taylor PD, 1997. Insect parasitoid species respond to forest structure at different spatial scales. *Nature*, 386 (6626):710 – 713.
- Root RB, 1973. Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats - fauna of Collards (Brassica-Oleracea). *Ecol. Monogr.*, 43(1):95 – 120.
- Samways MJ, 2007. Insect conservation: A synthetic management approach. *Annu. Rev. Entomol.*, 52:465 – 487.
- Schmidt MH, Thewes U, Thies C, Tscharntke T, 2004. Aphid suppression by natural enemies in mulched cereals. *Entomol. Exp. Appl.*, 113(2):87 – 93.
- Schmidt MH, Roschewitz I, Thies C, Tscharntke T, 2005. Differential effects of landscape and management on diversity and density of ground-dwelling farmland spiders. *J. Appl. Ecol.*, 42(2):281 – 287.
- Schmidt MH, Thies C, Nentwig W, Tscharntke T, 2008. Contrasting responses of arable spiders to the landscape matrix at different spatial scales. *J. Biogeogr.*, 35(1):157 – 166.
- Schmidt-Entling MH, Döbeli J, 2009. Sown wildflower areas to enhance spiders in arable fields. *Agr. Ecosyst.*

- Environ.*, 133(1/2):19–22.
- Thies C, Steffan-Dewenter I, Tscharntke T, 2003. Effects of landscape context on herbivory and parasitism at different spatial scales. *Oikos*, 101(1):18–25.
- Thies C, Roschewitz I, Tscharntke T, 2005. The landscape context of cereal aphid-parasitoid interaction. *Proc. Roy. Soc. B-Biol. Sci.*, 272(1559):203–210.
- Thies C, Steffan-Dewenter I, Tscharntke T, 2008. Interannual landscape changes influence plant-herbivore-parasitoid interactions. *Agr. Ecosyst. Environ.*, 125:266–268.
- Thomson LJ, Hoffmann AA, 2006. Field validation of laboratory-derived IOBC toxicity rating for natural enemies in commercial vineyards. *Biol. Control*, 39(3):507–515.
- Tilman D, Gassman KG, Matson PA, Maylor R, Naylor R, Polasky S, 2002. Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature*, 418(6898):671–677.
- Tscharntke T, Steffan-Dewenter I, Kruss A, Thies C, 2002. Characteristics of insect populations on habitat fragments: A mini review. *Ecol. Res.*, 17(2):229–239.
- Tscharntke T, Brandl R, 2004. Plant-insect interactions in fragmented landscapes. *Annu. Rev. Entomol.*, 49:405–430.
- Tscharntke T, Kleijn D, Kruss A, Steffan-Dewenter I, Thies C, 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity-ecosystem service management. *Ecol. Lett.*, 8(8):857–874.
- Tscharntke T, Bommarco R, Clough Y, Crist TO, Kleijn D, Rand TA, Tylianakis JM, Nouhuys S, Vidal S, 2007. Conservation biological control and enemy diversity on a landscape scale. *Biol. Control*, 43(3):294–209.
- Tscharntke T, Tylianakis JM, Rand TA, Didham RK, Fahrig L, Batary P, Bengtsson J, Clough Y, Crist TO, Dormann CF, Ewers RW, Frund J, Holt RD, Holzschuh A, Klein AM, Kleijn D, Kremen C, Landis DA, Laurance W, Lindenmayer D, Scherber C, Sodhi N, Steffan-Dewenter I, Thies C, van der Putten WH, Westphal C, 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes-eight hypotheses. *Biol. Rev.*, 87(3):661–685.
- Vollhardt MG, Tscharntke T, Wackers FC, Bianchi FJ, Thies C, 2008. Diversity of cereal aphid parasitoids in simple and complex landscapes. *Agr. Ecosyst. Environ.*, 126(3/4):289–292.
- Werling BP, Gratton C, 2008. Influence of field margins and landscape context on ground beetle diversity in Wisconsin (USA) potato fields. *Agr. Ecosyst. Environ.*, 128(1/2):104–108.
- Wissel C, 1992. Modelling the mosaic cycle of a Middle European beech forest. *Ecol. Model.*, 63:29–43.
- With KA, King AW, 1999. Extinction thresholds for species in fractal landscapes. *Conserv. Biol.*, 13(2):314–326.
- Woltz JM, Isaacs R, Landis DA, 2012. Landscape structure and habitat management differentially influence insect natural enemies in an agricultural landscape. *Agr. Ecosyst. Environ.*, 152:40–49.
- Wu J, 2007. Past, present and future of landscape ecology. *Landscape Ecol.*, 22(10):1433–1435.
- Zhao Z, He D, Hui C, 2012. From the inverse density-area relationship to the minimum patch size of a host-parasitoid system. *Ecol. Res.*, 27(2):303–309.
- Zhu Y, Chen H, Fan J, Wang Y, Li Y, Chen J, Fan J, Yang S, Hu L, Leung H, Mewk TW, Teng PS, Wangk Z, Mundt CC, 2000. Genetic diversity and disease control in rice. *Nature*, 206(6797):718–722.
- 戈峰, 李典谟, 1997a. 可持续农业中的害虫管理问题. 昆虫知识, 34(1):1–7.
- 戈峰, 丁岩钦, 1997b. 多样化棉田生态系统控害保益功能特征研究. 应用生态学报, 8(3):295–298.
- 戈峰, 1998. 害虫生态调控的原理与方法. 生态学杂志, 17(2):38–42.
- 戈峰, 苏建伟, 2002. 21 世纪害虫管理的一些特征展望. 昆虫知识, 39(4):241–246.
- 贺达汉, 2009. 景观生态与害虫种群控制. 植物保护, 35(3):12–15.
- 马世骏, 1976. 谈农业害虫的综合防治. 昆虫学报, 19(1):129–132.
- 欧阳芳, 戈峰, 2011. 农田景观格局变化对昆虫的生态学效应. 应用昆虫学报, 48(5):1177–1183.
- 欧阳芳, 赵紫华, 戈峰, 2013. 昆虫的生态服务功能. 应用昆虫学报, 50(2):305–310.
- 夏敬源, 2010. 公共植保绿色植保的发展与展望. 中国植保导刊, 30(10):5–9.
- 尤民生, 侯有朋, 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, 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, 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生存面积. 应用生态学报, 22(1):206–214.
- 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(4):453–462.

赵紫华, 王颖, 贺达汉, 关晓庆, 辛明, 2012a. 麦蚜和寄生蜂对农业景观格局的响应及关键景观因子分析. 生态学报, 32(2):472 - 482.

赵紫华, 关晓庆, 贺达汉, 2012b. 设施农业中景观结构对麦蚜寄生蜂群落组成的影响. 应用昆虫学报, 59(1): 220 - 228.

赵紫华, 欧阳芳, 贺达汉, 2012c. 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.

郑云开, 尤民生, 2009. 农业景观多样性与害虫生态控制. 生态学报, 29(3):1508 - 1517.