

农业生物多样性控制作物病虫害的方法与原理*

初炳瑶^{1**} 陈法军² 马占鸿^{1***}

(1. 中国农业大学植物病理学系, 农业部作物有害生物监测与绿色防控重点实验室, 北京 100193;

2. 南京农业大学植物保护学院, 南京 210095)

摘要 农业生物多样性作为一种重要的作物病虫害防治手段, 主要基于自然界生物间相生相克的平衡关系, 充分利用了原生态的各种控制因子, 将病虫害调控在生产可允许范围, 对减肥减药以及提高农业生态系统自我功能具有重要的意义。本文将农业病虫害发生融为一体, 从种内遗传多样性、物种多样性、农田景观多样性 3 个层次, 系统阐述了利用农业生物多样性控制作物病虫害的重要意义、主要内容和方法、控害原理、影响因素以及作物品种多样性种植的增产效应, 为充分发挥农业生物多样性调控作物病虫害提供参考。

关键词 农业生物多样性; 原理与机制; 病虫害管理; 产量

Principles of using agricultural biodiversity to control pests and crop diseases

CHU Bing-Yao^{1**} CHEN Fa-Jun² MA Zhan-Hong^{1***}

(1. Department of Plant Pathology, MOA Key Laboratory of Pest Monitoring and Green Management,

College of Plant Protection, China Agricultural University, Beijing 100193, China;

2. College of Plant Protection, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

Abstract Agrobiodiversity is an important aspect of controlling the diseases and pests of agricultural crops. Agrobiodiversity is based on the ecological relationships between organisms and makes full use of various control factors in the original ecosystem. It can, therefore, significantly reduce fertilizer and pesticide use and enhance agricultural ecosystems. This paper integrates the control of agricultural diseases and pests and examines agrobiodiversity at three levels; genetic diversity, species diversity and landscape diversity. The methods, mechanisms and important factors for using agrobiodiversity to control crop diseases and pests, and the effect of plant diversity on crop yields, are systematically reviewed and described.

Key words agrobiodiversity; principles and mechanisms; disease and pest management; yield

农作物病虫害是农业生产上的重要生物灾害, 也是制约农业可持续发展的主要因素之一。一般来说, 世界农业的发展经历了传统农业、绿色革命和石油农业等几个发展阶段。在石油农业的背景下, 尽管其为解决世界人民粮食短缺做出了巨大贡献, 但同时, 由于长期大面积种植单一抗性的作物品种, 加之单纯为了高产而投入使用大量的化肥农药, 导致原始的农业生物多样性遭

到严重破坏, 寄主、害虫与天敌之间以及寄主与病原菌间的平衡被打破, 品种抗性丧失, 引起有害生物危害流行频率逐年加重, 化学农药使用量剧增, 形成了大面积推广应用单一抗性品种、病虫害暴发流行和推广应用新抗性品种、病虫害再次暴发流行的恶性循环(李振岐和曾士迈, 2002), 导致害虫产生抗药性(Resistance)、次要害虫再生猖獗(Resurgence)以及农药残留

*资助项目 Supported projects: 国家重点研发计划(2017YFD0200400, 2017YFD0201700); 中央高校基本科研业务费专项-中国农业大学对口支援科研合作基金项目(2019TC168)

**第一作者 First author, E-mail: chubingyao@163.com

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

收稿日期 Received: 2019-12-25; 接受日期 Accepted: 2020-01-12

(Residue) 等一系列危害人畜健康、农产品生产安全和环境安全的严重问题, 给农田生态系统的稳定造成极大威胁(Landis *et al.*, 2000; Brewer and Goodell, 2012)。

据报道, 1971-1975 年间世界上 26 个国家存在小麦抗锈性丧失的情况, 品种抗锈性的时间平均为 5.5 年, 最短为 1 年, 较长的为 10 年。中国小麦品种在推广应用 3-6 年后便会丧失抗性(李振岐和曾士迈, 2002)。此外, 墨西哥大面积种植高产玉米品种, 导致了玉米飞虱 *Peregrinus maidis* 及其传播的玉米病毒病的连年流行成灾; 发生在 18 世纪著名的“爱尔兰大饥荒”就是由于大面积种植两个马铃薯无性系导致的马铃薯晚疫病的大流行, 造成了极为惨重的饥荒; 历史上, 我国小麦条锈病 *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* 和水稻稻瘟病 *Magnaporthe oryzae* 的几次大流行也都是由于大面积种植单一抗性品种导致的, 大面积推广应用单一抗性品种对病原菌造成了强烈的选择压力(McDonald and Linden, 2002; Bahri *et al.*, 2011; Zhan *et al.*, 2015), 致使病原菌进化速率增加, 随着田间具有高致害性的病原菌新小种迅速流行, 使得作物品种抗性丧失, 最终导致病害大流行(李振岐和曾士迈, 2002)。农业生物多样性的发展方向是农业可持续发展的必要选择和必经途径, 是对自然生态系统的回归和再利用。利用农业生物多样性控制作物病虫害的基本方法就是效仿自然生态系统, 充分调动协调自然生态系统内各因子调控病虫害的能力, 使病虫害的发生在经济阈值以下, 保障粮食安全和农业的可持续发展(Finckh *et al.*, 2000; Wolfe, 2000)。本文将农业病虫害发生融为一体, 从种内遗传多样性、物种多样性、农田景观多样性 3 个层次, 系统阐述了利用农业生物多样性控制作物控害原理、影响因素及作物品种多样性种植的增产效应, 为充分发挥生物多样性调控作物病虫害提供参考。

1 农业生物多样性

不同的学者对生物多样性的定义不同, 1992 年《生物多样性公约》中的定义是: 所有来源的

活的生物体中的变异性, 包括物种内、物种间以及生态系统的多样性, 这也是目前公认的生物多样性三个层次的多样性内容。其中, 种内遗传多样性是指生物所携带的所有遗传信息的总和, 在农业生物多样性系统中, 是指相同作物不同品种的多样性, 包括品种混种以及品种空间布局等; 物种多样性是指不同生物种类的多样性和丰富度, 是生物分类的基本单元, 在农业生物多样性系统中, 最典型的是不同作物的间作、套种和轮作; 而生态系统多样性是指地球上生态系统的组成、功能以及各种生态过程的多样性, 在农业生物多样性系统中是指包括人为因素在内的自然生物多样性与人类的生存和发展相统一的生物多样性系统, 包括功能植物和农田景观格局的应用等(朱有勇, 2007; 高东和何霞红, 2010; 李明等, 2014)。

1.1 种内遗传多样性

根据种内作物异质性组分品种在空间上的分布可以将其分为 2 种类型, 即随机混种和条带状混种。随机混种是把不同组分的所有种子充分混合到一起, 再统一播种。随机混种各组分在空间上的分布是均匀一致的, 而条带状混种各组分在空间上的分布是以行或穴为单位的, 各组分之间仍然相对独立, 在空间上的分布呈小范围一致性。不管是随机混种还是条带状混种, 农业生产中合理的混种模式简单可操作, 可通过提高作物种内遗传多样性来提高农田生态系统多样性水平(Rand *et al.*, 2006; Meehan *et al.*, 2011)。在某些方面, 条带状混种与利用种间作物异质性形成的物种间间作十分相似, 在收获时, 可以对不同组分品种分别进行收获, 而随机混种却很难区分不同的组分品种。相反, 在简单实用和便于推广上, 随机混种则更加具有优势(Wolfe, 1985)。早在 1859 年, 达尔文就指出, 小麦 *Triticum aestivum* 品种混种的土地比单一小麦品种种植的土地产量更高。而合理的作物品种混种可有效降低由于作物单作导致的农田生物多样性降低效应(Shi *et al.*, 2014)。

已有研究表明, 运用作物品种多样性也可有

效控制害虫发生, 并提高作物产量 (Tooker and Frank, 2012)。合理的作物品种混种在有效缓解因作物单作导致的农田生物多样性降低风险的同时, 还可提高天敌物种丰富度 (Shi *et al.*, 2014)。Li 等 (2018) 研究指出, 抗虫和感虫水稻品种混播在有效控制靶标害虫褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 和白背飞虱 *Sogatella furcifera* 种群发生的同时, 也能有效降低非靶标害虫大螟 *Sesamia inferens*、二化螟 *Chilo suppressalis* 和稻纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis medinalis* 的种群发生量, 并对提高水稻产量有利; 其中, 抗虫水稻种子中添加 5%-20% 的感虫水稻种子混播的控害保产效果最佳。对转 Bt 抗虫作物而言, Li 等 (2019) 研究还指出, 转 Bt 抗虫水稻 (华辉 1 号) 与感虫水稻 (TN1) 混播也可有效降低靶标害虫大螟、二化螟和稻纵卷叶螟的种群发生量, 还可有效控制非靶标害虫褐飞虱和白背飞虱种群发生, 并对水稻产量也有利, 其中, 转 Bt 抗虫水稻种子中添加 5%-10% 的感虫水稻种子混播的控害保产效果最佳。此外, 种子混播被作为转 Bt 抗虫玉米害虫综合治理 (Integrated pest management, IPM) 的有效手段 (Burkness *et al.*, 2015)。研究表明, 转 Bt 抗虫作物与非转基因作物种子混播可降低甚至消除害虫对转 Bt 抗虫作物的抗性产生 (Ramachandran *et al.*, 2000)。

目前, 国内外运用作物品种多样性防治病害的研究主要集中在小谷物专性寄生叶部病害上, 主要包括小麦条锈病、小麦白粉病、大麦白粉病、水稻稻瘟病等 (Mundt *et al.*, 1994; Cox *et al.*, 2004; Mille *et al.*, 2006; Huang *et al.*, 2011)。德国自 1983 年应用大麦混合品种控制白粉病, 病害从应用前每年 65% 的发病率降到 1990 年的不到 15% 的发病率, 极大的减少了农药的使用量 (Wolfe, 1992); Zhu 等 (2000) 利用杂交稻和粳稻间栽控制水稻稻瘟病取得了显著的成效, 混栽中感病品种的稻瘟病发病率、严重度与单种相比显著下降, 防治效果可以达到 83%-93%。对于小麦条锈病这种典型的大区流行性病害, 品种的空间布局对病害的传播流行具有重要影响。骆勇和曾士迈 (1990) 分别利用计算机模型模拟的

方法对中国各小麦主产省 (区) 进行了品种布局研究, 确定了各品种的种植比例和方式, 以达到控制小麦条锈病的目的。另有研究表明, 随机混种和条带状混种对小麦叶斑病和条锈病均有抑制作用, 且随机混种模式的增产效果更显著 (Brophy and Mundt, 1991)。

1.2 物种多样性

利用不同作物组成的间作和套作群体从而创造物种多样性是增加农业生物多样性的有效手段。作为传统农业的重要组成部分, 间作和套种在农业生产中得到广泛应用。种植不同作物构成的多样性系统可以起到保护作物、减少病虫害的作用, 对农民来说, 各种不同作物的种植也能分散经济风险, 减少不可预期的经济损失。研究表明, 马铃薯与玉米套种可以有效降低玉米大斑病和小斑病病情 (何霞红等, 2003); 烟草与甘薯套种可以减少多种烟草病害的发生 (刘剑等, 2007)。另一方面, 作物间作在提高土地复种指数、增加产量的同时, 还会影响大田天敌昆虫和害虫等的发生及其群落多样性, 并在防控杂草等方面也具有较好的应用前景。生物多样性低容易导致害虫暴发危害 (Guo *et al.*, 2007), 而生物多样性升高可通过对害虫种群的自然抑制保护作物免受病虫害的侵袭, 从而保证作物产量 (Bastola *et al.*, 2016)。如辣椒与花生、大豆和玉米等间作下烟青虫发生量显著降低 (祖艳群等, 2008); 小麦和豌豆间作可以促进瓢虫类以及蚜茧蜂类天敌种群密度的增加 (周海波等, 2009); 小麦与蚕豆间作可以减少小麦和蚕豆的多种病虫害 (杨进成等, 2009); 苦李山茱萸或板栗与茶间作能够增加茶园昆虫多样性, 可使其天敌个数稍增加 (吴满霞等, 2010); 甜玉米与绿豆、菜豆等间作可使蜘蛛和瓢虫等天敌类群分别增长 21% 和 83%, 而害虫种类和数量显著降低 (田耀加等, 2012); 甘蔗与玉米间作种植能够有效降低玉米蛀孔密度 (陈斌等, 2015); 玉米间作大豆还可有效控制杂草为害 (叶照春等, 2015); 玉米与大豆间作可有效降低玉米和大豆害虫群落的物种数、多样性指数和均匀度指数

(李立坤等, 2019)。其中, 栖息地多样性与抗性水稻结合被认为是抑制水稻害虫的有效途径 (Skovgard and Pats, 1996; Landis *et al.*, 2000; Smith and Mensorley, 2000)。但随着农业生产机械化水平的提高和普及, 作物间作套作模式实际操作困难、效率低下的问题限制了其推广和应用。

1.3 农田景观多样性

现代农业景观区域中通常会引入一些非栽培植物, 用来吸引众多有益昆虫, 为其提供繁殖、取食和避害的场所, 与其它非栽培生境包括草地、林地、灌木篱墙等共同起到保护栽培植物、控制害虫为害和美化农业生态等作用 (尤民生等, 2004; Olson and Wackers, 2007)。如枣园间作其他作物时, 保留一定的杂草可以增加生物多样性 (师光禄等, 2005)。农田边界生物多样性对控制农田病虫害具有十分重要的意义, 特别是某些开花植物由于含有花蜜、花粉, 能够吸引大量的蜂类、蝶类等节肢动物, 对农田病虫害具有较好的控制作用 (Meek and Loxton, 2002)。已有研究表明, 在棉田周边保留一些杂草或种植苜蓿, 可以较好的保护节肢动物群落的多样性 (胡雅辉等, 2005); 不同品种的茶树与其他作物通过合适的组合间作可以有效地抑制黑刺粉虱 (叶火香等, 2010a) 和茶蚜 (叶火香等, 2010b) 的种群发生; 在水稻田田埂上种植蜜源植物如芝麻和大豆等, 可以有效的吸引寄生性和捕食性天敌 (周子杨等, 2011); 采用稻田田埂生物多样性种植可有效控制虫害发生, 并减少农药使用和提高生态控虫的目的 (俞欢慧, 2014); 在棉田周边种植苜蓿在提高农田景观多样性的同时, 也可有效吸引棉盲蝽等植食性害虫, 进而降低棉田棉盲蝽的发生为害 (Bastola *et al.*, 2016)。此外, “稻田养鱼 (鸭)” 模式就是生物多样性、生产多样性和文化多样性的综合体现, 是自然生态系统与农业生态系统完美结合的应用典范。

总之, 在不同品种的生物多样性控害问题上, 应该充分考虑种内、种间作物异质性的种种可能, 充分调动多因子协同控害的生态调控技术, 发挥生物多样性控害的应用价值, 促进农业

的可持续发展。

2 农业生物多样性的控害原理

作物病虫害的发生是由有害生物、寄主和环境三者的共同作用所决定的。因此, 农业生物多样性也是通过调节有害生物、寄主和环境及其之间的相互作用, 进而发挥控害作用的。其中, 对有害生物的调节主要包括降低害虫的数量、病原菌以及增加害虫天敌种类和数量; 对寄主的调节作用主要是改善寄主品种的生理条件, 增加其抗性; 对环境的调节作用主要是改善光照、温度和湿度在内的田间微环境。

2.1 害虫与天敌因素

多样性种植主要通过影响害虫的定向、交配、产卵和转移等行为, 进而干扰其定居和繁殖, 最终影响其对寄主植物的危害 (董文霞, 2013)。首先, 农业生物多样性能够降低害虫移入作物的成功率。害虫发现合适的寄主植物是其成功为害的最初环节, 而多样性种植农业生态系统能够对害虫寻找寄主植物产生干扰, 影响其视觉和嗅觉判断 (李正跃, 1997); 同时, 这种多样性种植的农田生态系统也会改变田间植物挥发的气味, 干扰害虫的生长发育、存活和繁殖 (Tahvanainen and Root, 1972)。其次, 生物多样性有利于害虫危害转移。当间作作物或诱集植物与栽培作物同时都是目标害虫的合适寄主时, 害虫会同时危害主要作物和次要作物或诱集植物, 从而降低主要作物的危害程度 (吕昭智等, 2005; Ma *et al.*, 2007; Bastola *et al.*, 2016)。如间作大豆田害虫种类少于单作大豆田害虫种类 (王玉正和岳跃海, 1998)。另外, 生物多样性能够增加害虫迁出作物的概率并增加其死亡率。Risch 等 (1983) 发现混播种植的农田生态系统单位面积上叶甲的数量显著低于单种田块, 通过对甲虫运动规律进行观测发现, 这是由于甲虫更倾向于从混种种植的田块迁出所导致的。

农业生物多样性生态系统除能对害虫的行为产生干扰外, 还会对害虫的天敌产生影响。农业生态系统的多样性能为害虫天敌提供丰富的栖息环境、避难场所、替代寄主和食物, 从而增

加天敌的种类和数量。害虫天敌种群种类和数量的多样化是生物多样性控制虫害的重要因素 (Root, 1973; Risch *et al.*, 1983; 农荣贵和张景强, 1998; 侯茂林和盛承发, 1999)。Baliddawa (1985) 在总结了 63 个研究案例后发现, 由天敌引起的害虫种群的下降在作物与杂草、作物与作物混种系统中分别占比 56% 和 25%。此外, OuYang 等 (2012) 发现棉花邻作玉米可有效提高玉米田捕食性天敌甲虫数量, 进而提高了棉田害虫控害能力; Ju 等 (2019) 观察到花生与玉米间作可通过提高玉米上捕食性天敌瓢虫数量而提高花生上害虫的控害能力, 最终提高花生产量。

目前, 关于生物多样性影响害虫种群的生态学机制有很多, 主要有天敌假说 (Enemies hypothesis)、资源集中假说 (Resource concentration hypothesis)、联合抗性假说 (Combined resistance hypothesis) 和干扰作物假说 (Disruptive crop hypothesis)。天敌假说认为, 多样性农业生态系统能形成相对更为稳定的捕食性和寄生性天敌种群, 因此对害虫具有更强的控害能力 (Root, 1973; Risch *et al.*, 1983; 侯茂林和盛承发, 1999)。资源集中假说认为, 多样性生境能够干扰害虫寻找寄主作物的嗅觉和视觉判断, 减少其迁入率, 增加其迁出率。联合抗性假说认为, 与单一作物群落相比, 多样性的植物群落会对害虫的侵害具有更强的抵抗力, 不同作物间互作可以增强寄主的抗虫性, 且微气候的改变也会减少害虫的危害 (Tahvanainen and Root, 1972; Root, 1973)。干扰作物假说认为, 在多样性农田生态系统中, 通过集中消灭对害虫具有诱集作用的其它植物上的害虫, 能够减少靶标作物上害虫的数量。

尽管目前已有多种揭示生物多样性控制害虫机理的学说, 但实际生产中, 很多利用生物多样性控制害虫的成功案例, 其内在机理尚未完全清楚, 因此, 继续深入研究寄主品种和害虫天敌, 以及微环境间的相关作用关系, 揭示生物多样性的控虫机理对其推广和应用具有重要意义。

2.2 病原菌因素

农业生物多样性对病原菌的调节作用是其

控害的主要和直接机制。一方面, 生物多样性种植能够减少病原菌的侵染, 进而降低病害的发生量, 另一方面, 多样性种植能降低寄主品种对病原菌的选择压力, 延缓品种的抗性丧失, 进而减少病害暴发流行的频率。目前已知的控害机理主要包括: 稀释作用 (Dilution effect)、阻挡作用 (Barrier effect) 和诱导抗性 (Induced resistance) (Wolfe, 1985; 曹克强和曾士迈, 1994; Keesing *et al.*, 2006)。稀释作用又称密度效应, 是指在多样性种植群体中, 由于增加了相同基因型作物的距离, 在一定面积内感病品种的数量减少, 导致亲和性小种数量下降, 病害减轻 (Wolfe, 1985; Schmidt and Osteeld, 2001)。Schmidt 和 Osteeld (2001) 认为由于增加了相同基因型植株间空间距离而对接种体的稀释作用可能是最重要的机制。阻挡作用是指抗性品种对病原菌传播的物理屏障作用 (Browning and Frey, 1969; Wolfe, 1985)。诱导抗性则指病原菌非亲和性小种接种品种后诱导该品种产生的能够对其亲和小种产生抗性反应的作用, 从而减少病害的发生 (Lannou *et al.*, 1995)。Calonnce 等 (1996) 指出诱导抗性可以解释田间小麦品种混种条锈病严重度降低的大约 30%。

此外, 对品种混种中病原菌群体的组成和结构的研究表明, 品种混种能够增加病原群体的多样性, 促进其稳定化选择 (Zhu *et al.*, 2000; 何霞红等, 2003; 朱有勇等, 2004)。初炳瑶 (2019) 发现小麦品种混种能够降低感病组分品种单种条锈菌优势遗传种群的频率, 进而降低混种中感病组分品种上病害的发生量, 使品种混种表现积极的控害效果, 即“优势遗传种群抑制效应”。而且品种混种降低感病组分品种条锈菌优势遗传种群频率的能力越强, 其相对防效越好。品种混种降低感病品种优势遗传种群的频率进而控制病害的机制与稀释作用、阻挡作用和诱导抗性的作用结果是一致的。在寄主多样性的环境中, 病原菌群体也呈现多样化的组成, 因此, 对含有某个抗性基因的寄主有毒性的病原菌小种在其他寄主品种上不会有优势, 这样就使病原菌群体和寄主群体维持在一个相对稳定的状态, 没有一个小种能够对所有的品种都具有非常高的适合

度, 因此, 品种与小种处于一个相互制约、协同进化的平衡状态 (Wolfe, 1985; Lively, 2001; Zhan and McDonald, 2014)。

2.3 寄主因素

品种多样性种植可以改变作物品种中矿质元素的含量, 且不同作物间可以发生互作, 增强其抗病和抗虫能力。如水稻间作条件下“黄壳糯”的茎秆和叶片中氮含量均低于其单种下的氮含量, 在常规施肥水平下, 水稻间作比单种条件下抽穗期和灌浆期的水稻叶片氮含量分别减少 12.4% 和 15.8% (唐旭等, 2006)。而水稻在高氮条件下更容易发生稻瘟病, 因此, 水稻品种间作可以通过减少寄主的含氮量进而减少病害的发生。此外, 与单种相比, 水稻高秆品种在间作条件下的硅含量具有明显增加, 抗倒伏和抗病能力明显增强 (朱有勇等, 2004), 而硅能够以硅酸体的形式沉积于水稻的表皮组织, 使表皮组织硅质化, 阻碍病原菌的侵入和扩展, 提高水稻抗稻瘟病的能力 (水茂兴等, 1999)。玉米与大豆间作可以提高玉米长势, 使玉米抗逆性增强, 对于害虫危害有一定的抑制作用 (李立坤, 2019)。苜蓿间作可有效抑制病虫害, 并且利于植株生长 (师尚礼和祁娟, 2010)。对于寄主本身来说, 恰当的间作能够使寄主植株更好的利用光能、水和养分等, 提高其生产力, 同时还能有效降低害虫或杂草的危害风险 (Amede and Nigatu, 2001; Ram and Singh, 2010; Island *et al.*, 2013)。Li 等 (2019) 人还发现转 Bt 基因水稻与小比例 (5%-10%) 的对照亲本水稻混播种植, 可通过利用对照亲本水稻形成的“随机避难所”策略有效降低靶标害虫的发生为害, 进而会延缓靶标害虫抗性形成。

2.4 环境因素

环境因素 (如湿度和降雨等) 与害虫的个体发育和种群动态密切相关 (常晓娜等, 2008)。品种多样性种植可以改变改善田间微气候, 形成不利于病害发生的微环境 (Tahvanainen and Root, 1972)。其中, 光照、温度和湿度是影响病害流行的最重要的环境因素。在水稻品种间作

条件下, 由于不同品种的株高株型不一样, 因此能够改善单种群体的植株立体结构, 增加通风和透光, 有利于提高冠层植株的净光合速率, 同时减少田间微环境的相对湿度, 形成不利于病害发生的环境条件 (朱有勇, 2007; 杨静等, 2012)。

此外, 与作物品种单一种植相比, 多样性农田生态系统通常具有更多的地面覆盖物, 减少了高温和低湿限制天敌活动的程度, 更有利于天敌种群的发展。如 Orr 等 (1997) 发现播种黑麦草的玉米地减少了地表的温度, 使甘蓝夜蛾赤眼蜂的存活率更高。农田景观模式的不同, 可以在很大程度上影响天敌昆虫种群的分布 (Zaller *et al.*, 2009; 郑云开和尤民生, 2009)。显然, 在农业生物多样性生态系统中, 以上各个因素间是相互协同共同发挥控害作用的。

3 影响农业生物多样性控制作物病虫害的因素

3.1 影响害虫控制的因素

农田多样性生态系统对害虫的生态调控作用受多种因素的影响。万方浩和陈常铭 (1986) 曾提出, 生物群落组成的环境、初级生产者资源的多样性、生物群落与害虫和天敌来源地间的距离和迁入农田所需的时间、作物-害虫、寄主-寄生物、猎物-捕食者共同发展所需的时间、生态系统中各物种本身的生活和繁殖特性、各物种对环境灾变的抵抗能力、环境灾变发生的程度和频率、农田栽培管理情况以及没有意识的保护和破坏行为, 都有可能影响农田生物多样性对害虫的控制作用。如棉田间作苜蓿能够使得蜘蛛类和多异瓢虫与害虫的生态位重叠度增加, 从而有效的控制棉田害虫危害 (陈明等, 2008); 而适当保留非作物生境可为天敌昆虫提供栖息场所, 使其能迅速进入作物环境中抑制害虫暴发危害 (尤民生等, 2004)。而从长远来看, 不同品种大豆混播能够增加天敌昆虫种群数量, 利于天敌发挥控制虫害的作用 (潘鹏亮, 2016)。

3.2 影响病害控制的因素

尽管品种多样性控害的效果是有效的, 但由

于各种原因导致的不同品种多样性处理间具有很大的差异。正如 Smithson 和 Lenne (1996) 指出, 相对于单作品种而言, 混合品种对病害的减轻程度在 4%-89% 之间, 而在小麦品种混种防治条锈病的研究中, 防治效果的变化程度可以达到 13%-97% (Finckh and Mundt, 1992a)。影响品种多样性控害效果的因素有很多, 主要包括品种多样性种植的品种组成、病害流行强度、田块空间规模、寄主基因型单位面积、种植密度和病原菌叶片扩展能力等 (Garrett and Mundt, 1999; Mundt, 2002)。其中, 品种多样性种植的组分品种的数量 (Newton *et al.*, 1997; 陈企村等, 2009; 郭世保, 2012) 以及组分品种间的抗感关系 (郭世保, 2012)、遗传关系 (朱有勇等, 2004) 和竞争关系等 (Finckh and Mundt, 1992a, 1992b) 均能影响农业生物多样性的控害效果。

4 农业生物多样性的增产和稳产作用

一般认为, 农业生物多样性种植具有增产和稳产的作用 (Li *et al.*, 2007)。Sharma 和 Prasad (1978) 发现, 与品种单种相比, 禾谷类作物品种多样性种植具有更高、更稳定的产量。朱有勇等 (2003) 研究表明, 水稻品种间栽对产量的增产效益在 6.5%-9.7%。Gallandt 等 (2001) 和陈企村等 (2009) 研究显示, 小麦品种混种的增产效益分别是 1.5% 和 3.9%。经 Smithson 和 Lenne (1996) 对早期欧洲和北美有关小麦品种混种产量变化结果统计得出, 小麦品种混种的平均增产效益为 5.4%。Newton 和 Guy (2009) 和 Kaut 等 (2009) 分别选用 3 个大麦品种和 3 个小麦品种进行等比例混种, 表明混种处理的产量高于单种的平均产量。然而, 尽管大部分结果证明了作物品种混种的增产稳产效应, 但也有少量混种没有增产的报道 (Rajeswara and Prasad, 1982; Baker and Briggs, 1984)。

Wolfe (1985) 认为只有在发生病害或有胁迫存在的情况下, 作物品种混种的增产优势才能显现出来。混种对病害的有效控制是混种增产效应的重要原因。在品种多样性种植的组分品种数

量方面, Newton 等 (1997) 认为品种混种的增产效应随混种品种数量的增加而增加, 但 Mille 等 (2006) 和陈企村等 (2009) 发现品种混种的增产效应与混种组分品种数量间没有相关性。此外, 混种品种之间的相互关系也在混种增产效应中起着积极的作用, 包括品种间的互补作用 (Fukai and Trenbath, 1993)、补偿作用 (Khalifa and Qualset, 1974) 和助长作用 (Callaway, 1995) 等。而且即使在病害不存在的情况下, 混种组分品种间的这种相互作用关系仍然存在 (Garrett and Mundt, 1999)。

一般认为, 农业生物多样性种植具有稳定产量的作用 (Dubin and Wolfe, 1994; Mundt, 2002)。如 Jackson 和 Wenning (1997) 在研究不同环境胁迫条件下单种群体与混种群体的产量时, 发现混种群体对环境条件胁迫的忍耐力更高。作物品种混种的稳产机制主要表现在两个方面: 个体的缓冲性和群体的缓冲性。May (2001) 认为群落的属性比种群的属性更加稳定; Tilman 等 (2006) 在 Cedar creek 草地试验中发现生物多样性与稳定性的正相关作用, 在作用机制方面强调了投机组合效应和超产。由于混种群体中不同品种的差异, 使其无论是在个体水平还是群体水平, 都具有更好的缓冲调节能力, 因而相比单种, 可以更好地维持产量的稳定性 (Allard and Bradshaw, 1964; Marshall and Brown, 1973)。

5 展望

农业生物多样性作为病虫害防治的重要手段, 是农业可持续发展的重要方向, 并已经在国内外得到了很广泛的大面积推广和应用 (Wolfe, 1985; Berndt *et al.*, 2002; Mundt, 2002; 赵紫华等, 2015)。在我国, 朱有勇团队利用水稻品种间作防治稻瘟病取得了显著的成效, 在政府部门的重视和推广下, 在我国云南省进行了大面积的推广应用并取得了很大的成功; Wan 等 (2018) 分析了 2001-2015 年上海 34 个病虫害监测点数据, 发现稻田作物多样性景观增加了捕食性天敌的数量及其控害效能, 降低了害虫数量, 进而降低了杀虫剂用量, 增加了作物产量和经济效益,

最终指出农田景观的植物多样性种植对生态集约化和相关生态系统服务的可持续利用有重要作用。

总体来说,今后要从农业生物多样性的控害原理和机制、控害技术的开发及其实践两方面入手,共同推进农业生物多样性控制病虫害的基础理论创新和实际增效。进一步探究农田生物多样性的控害原理,明确农田生物多样性控制作物害虫的各种理论假说间的相互关系及其影响因素,揭示其内在机理;明确生物多样性控制作物病害的几种机制间的相互关系以及影响各种机制发挥作用的主要限制因素。同时,注重生物多样性控制作物病虫害技术的开发与利用,加大生物多样性技术的转化推广,形成一套包括病虫害严重度、化肥农药使用量、谷物产量、营养价值、口感、经济效益、农民喜爱程度以及可操作性等多因素在内的生物多样性定量测评体系,从而有利于农业生物多样性的推广与应用。

长期以来,我国的农业种植模式仍然以传统的一家一户的小农种植模式为主,加之生物多样性防控技术通常较为复杂,因此,农业生物多样性种植的推广工作相对来说难度更大,在其推广的过程中,应该坚持以完善生物多样性控制病虫害技术体系为导向,以生物多样性控害示范田为模式,结合靶标作物多种病虫害及其经济效益,加大各方的宣传力度,努力实现农业生物多样性的经济增效,我们可以相信,随着研究的继续深入,农业生物多样性的广泛应用将在农业生态系统的可持续发展中发挥越来越重要的作用。

参考文献 (References)

- Amede T, Nigatu Y, 2001. Interaction of components of sweetpotato-maize intercropping under the semi-arid conditions of the Rift-Valley. *Ethiopia*, 78(1): 1–7.
- Allard RW, Bradshaw AD, 1964. Implications of genotype-environmental interactions in applied plant breeding. *Crop Science*, 4(5): 503–508.
- Baker RJ, Briggs RN, 1984. Comparison of grain yield of uniblands and biblends of 10 spring barely cultivars. *Crop Science*, 24(1): 85–87.
- Bahri B, Shah SJA, Hussian S, Leconte M, Enjalbert J, de Vallavieille-Pope C, 2011. Genetic diversity of the wheat yellow rust population in Pakistan and its relationship with host resistance. *Plant Pathology*, 60(4): 649–660.
- Baliddawa CW, 1985. Plant-species diversity and crop pest control—an analytical review. *Insect Science and its Application*, 6(4): 479–487.
- Bastola A, Parajulee MN, Porter RP, Shrestha RB, Chen FJ, Carroll SC, 2016. Intercrop movement of convergent lady beetle, *Hippodamia convergens* (Coleoptera: Coccinellidae), between adjacent cotton and alfalfa. *Insect Science*, 23(1): 145–156.
- Berndt LA, Wratten SD, Hassan PG, 2002. Effects of buckwheat flowers on leafroller (Lepidoptera: Tortricidae) parasitoids in a newzealand vineyard. *Agricultural and Forest Entomology*, 4(1): 39–45.
- Brewer MJ, Goodell PB, 2012. Approaches and incentives to implement integrated pest management that addresses regional and environmental issues. *Annual Review of Entomology*, 57(1): 41–59.
- Brophy LS, Mundt CC, 1991. Influence of plant spatial patterns on disease dynamics, plant competition and grain yield in genetically diverse wheat populations. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 35(1): 1–12.
- Browning JA, Frey KJ, 1969. Multiline cultivars as a means of disease control. *Annual Review of Phytopathology*, 7(1): 355–382.
- Burkness EC, Cira TM, Moser SE, Hutchison WD, 2015. Bt maize seed mixtures for *Helicoverpa zea* (Lepidoptera: Noctuidae): Larval movement, development, and survival on non-transgenic maize. *Journal of Economic Entomology*, 108(6): 2761–2769.
- Callaway RM, 1995. Positive interactions among plants. *Botanical Review*, 61(4): 306–349.
- Calonnce A, Goyeau H, de Vallavieille pope C, 1996. Effects of induced resistance on infection efficiency and sporulation of *Puccinia striiformis* on seedlings in varietal mixtures and on field epidemics in pure stands. *European Journal of Pant Pathology*, 102(8): 733–741.
- Cao KQ, Zeng SM, 1994. The population resistance of wheat variety mixture to *Puccinia striiformis*, *P. recondita* and *Erysiphe graminis*. *Acta Phytopathologica Sinica*, 24(1): 21–25. [曹克强, 曾士迈, 1994. 小麦混合品种对条锈叶锈及白粉病的群体抗病性研究. 植物病理学报, 24(1): 21–25.]
- Chang XN, Gao HJ, Chen FJ, Zhai BP, 2008. Effects of environmental moisture and precipitation: A review. *Chinese Journal of Ecology*, 27(4): 619–625. [常晓娜, 高慧璟, 陈法军, 翟保平, 2008. 环境湿度和降雨对昆虫影响的研究进展. 生态学杂志, 27(4): 619–625.]

- Chen B, He SQ, Zhang LM, Yang JC, Yan NS, Li ZY, 2015. Control efficacy of maize-sugarcane intercropping against the occurrence and the damage of *Ostrinia furnacalis*. *Journal of Plant Protection*, 42(4): 591–597. [陈斌, 和淑琪, 张立敏, 杨进成, 严乃胜, 李正跃, 2015. 甘蔗间作玉米对亚洲玉米螟发生为害的控制作用. 植物保护学报, 42(4): 591–597.]
- Chen M, Zhou ZX, Luo JC, 2008. Niche and temporal pattern of arthropod community in cottonalfalfa intercrop fields. *Acta Prataculturae Sinica*, 17(4): 132–140. [陈明, 周昭旭, 罗进仓, 2008. 间作苜蓿棉田节肢动物群落生态位及时间格局. 草业学报, 17(4): 132–140.]
- Chen QC, Zhu YY, Li ZQ, Kang YS, Kang ZS, 2009. Effect of wheat cultivar mixtures on wheat yield and stripe rust. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 17(1): 29–33. [陈企村, 朱有勇, 李振岐, 康永生, 康振生, 2009. 不同品种混种对小麦产量及条锈病的影响. 中国生态农业学报, 17(1): 29–33.]
- Chu BY, 2019. The effect of cultivar mixture on wheat stripe rust epidemics and population genetic structure of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*. Doctoral dissertation. Beijing: China Agricultural University. [初炳瑶, 2019. 小麦品种混种对条锈病流行和病原菌群体遗传结构的影响. 博士学位论文. 北京: 中国农业大学.]
- Cox CM, Garrett KA, Bowden RL, Fritz AK, Dendy SP, Heer WF, 2004. Cultivar mixtures for the simultaneous management of multiple diseases: Tan spot and leaf rust of wheat. *Phytopathology*, 94(9): 961–969.
- Dong WX, Xu N, Xiao C, 2013. The effect of diversified cropping on phytophagous insect behavior. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 50(4): 1133–1140. [董文霞, 徐宁, 肖春, 2013. 作物多样性种植对植食性昆虫行为的影响. 应用昆虫学报, 50(4): 1133–1140.]
- Dubin HJ, Wolfe MS, 1994. Comparative behavior of three wheat cultivars and their mixture in India, Nepal and Pakistan. *Field Crops Research*, 39(2/3): 71–83.
- Finckh MR, Gacek ES, Goyeau H, Lannou C, Merz U, Mundt CC, Munk L, Nadziak J, Newton AC, de Vallavieille-Pope C, Wolfe MS, 2000. Cereal variety and species mixtures in practice, with emphasis on disease resistance. *Agronomie*, 20(7): 813–837.
- Finckh MR, Mundt CC, 1992a. Stripe rust, yield, and plant competition in wheat cultivar mixtures. *Phytopathology*, 82(2): 905–913.
- Finckh MR, Mundt CC, 1992b. Plant competition and disease in genetically diverse wheat populations. *Oecologia*, 91(1): 82–92.
- Fukai S, Trenbath BR, 1993. Processes determining intercrop productivity and yields of component crops. *Field Crops Research*, 34(3/4): 247–271.
- Gallandt ER, Dofing SM, Reisenauer PE, Donaldson E, 2001. Diallel analysis of cultivar mixtures in winter wheat. *Crop Science*, 41(3): 792–796.
- Gao D, He XH, 2010. Research advances on biodiversity and ecosystem stability. *Chinese Journal of Ecology*, 29(12): 2507–2513. [高东, 何霞红, 2010. 生物多样性与生态系统稳定性研究进展. 生态学杂志, 29(12): 2507–2513.]
- Garrett KA, Mundt CC, 1999. Epidemiology in mixed host populations. *Phytopathology*, 89(11): 984–990.
- Guo JY, Wan FH, Hu YH, Yan Y, 2007. Effects of crop arrangement patterns on arthropod community structure in transgenic boll-worm-resistant cotton field. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 18(9): 2061–2068.
- Guo SB, 2012. Studies on the use of wheat cultivar mixtures for the control of stripe rust. Doctoral dissertation. Yangling: Northwest A&F University. [郭世保, 2012. 小麦多品种混播对条锈病的控制作用研究. 博士学位论文. 杨陵: 西北农林科技大学.]
- He XH, Yang J, Wang YY, Zhou HP, Chen JB, Li ZS, Li Y, Zhu YY, 2003. Annalysis of genetic structure of *Magnaporthe grisea* in the fields of different rice varieties. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 14(5): 733–736. [何霞红, 杨静, 王云月, 周惠萍, 陈建斌, 李作森, 李炎, 朱有勇, 2003. 水稻品种多样性田间稻瘟病菌群体遗传结构分析. 应用生态学报, 14(5): 733–736.]
- Hou ML, Sheng CF, 1999. Effect of plant diversity in agroecosystems on insect pest population. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 10(2): 245–250. [侯茂林, 盛乘发, 1999. 农田生态系统植物多样性对害虫种群数量的影响. 应用生态学报, 10(2): 245–250.]
- Hu YH, Guo JY, Wan FH, 2005. Seasonal dynamics of arthropod communities in weed and alfalfa fields. *Crop Research*, 19(3): 174–179. [胡雅辉, 郭建英, 万方浩, 2005. 杂草地和苜蓿田节肢动物群落时序动态. 作物研究, 19(3): 174–179.]
- Huang C, Sun ZY, Wang HG, Luo Y, Ma ZH, 2011. Spatiotemporal effects of cultivar mixtures on wheat stripe rust epidemics. *European Journal of Plant Pathology*, 131(3): 483–496.
- Island MN, Rahman MS, Ahmed F, Alom MS, Akhteruzzaman M, 2013. Performance of different HYV mustard varieties with sugarcane (*Saccharum officinarum*) as intercrop in farmer' field. *Bangladesh Journal of Agricultural Research*, 38(1): 137–143.
- Jackson LF, Wening RW, 1997. Use of cultivar blends to improve grain yield and quality and reduce disease and lodging. *Field Crops Research*, 52(3): 261–269.
- Ju Q, Ouyang F, Gu SM, Qiao F, Yang QF, Qu MJ, Ge F, 2019. Strip intercropping peanut with maize for peanut aphid biological control and yield enhancement. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 286: 106682.
- Kaut AHEE, Mason HE, Navabi A, Donovan JTD, Spaner D, 2009.

- Performance and stability of performance of spring wheat variety mixtures in organic and conventional management systems in western Canada. *Journal of Agricultural Science*, 147(2): 141–153.
- Keesing F, Holt RD, Ostfeld RS, 2006. Effects of species diversity on disease risk. *Ecology Letters*, 9(4): 482–498.
- Khalifa MA, Qualset CO, 1974. Inter-genotypic competition between tall and dwarf wheats in mechanical mixtures. *Crop Science*, 14(6): 795–799.
- Landis DA, Wratten SD, Gurr GM, 2000. Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annual Review of Entomology*, 45(1): 175–201.
- Lannou C, de Vallavieille-Pope C, Goyeau H, 1995. Induced resistance in host mixtures and its effect on disease control in computer-simulated epidemics. *Plant Pathology*, 44(3): 478–489.
- Li L, Li S, Sun J, Zhou L, Bao X, Zhang H, Zhang F, 2007. Diversity enhances agricultural productivity via rhizosphere phosphorus facilitation on phosphorus deficient soils. *Proceedings of the National Academic of Sciences of the USA*, 104(27): 11192–11196.
- Li LK, Zuo CB, Yu FL, Wang L, Li Z, Chen FJ, 2019. Effects of monoculture and intercropping of maize and soybean with reduced use of fertilizer on crop yields, insect community composition and diversity. *Journal of Plant Protection*, 46(5): 980–988. [李立坤, 左传宝, 于福兰, 王龙, 李卓, 陈法军, 2019. 肥料减施下玉米-大豆间作对作物产量和昆虫群落组成及多样性的影响. 植物保护学报, 46(5): 980–988.]
- Li M, Peng PH, Wang YK, Fu B, 2014. Progress of agrobiodiversity research. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 30(9): 7–14. [李明, 彭培好, 王玉宽, 傅斌, 2014. 农业生物多样性研究进展. 中国农学通报, 30(9): 7–14.]
- Li Z, Li LK, Liu B, Wang L, Parajulee MN, Chen FJ, 2019. Effects of seed mixture sowing with transgenic *Bt* rice and its parental line on the population dynamics of target stemborers and leafrollers, and non-target planthoppers. *Insect Science*, 26(4): 777–794.
- Li Z, Wan GJ, Wang L, Zhang YF, Parajulee MN, Zhao ZH, Chen FJ, 2018. Effects of seed mixture sowing with resistant and susceptible rice on population dynamics of target planthoppers and non-target stemborers and leafrollers. *Pest Management Science*, 74(7): 1664–1676.
- Li ZQ, Zeng SM, 2002. Chinese Wheat Rust. Beijing: China Agricultural Publishing House. 320–325. [李振岐, 曾士迈, 2002. 中国小麦锈病. 北京: 中国农业出版社. 320–325.]
- Li ZY, 1997. Mechanisms and importance of biodiversity to improve integrated pest insects management. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 10(4): 114–123. [李正跃, 1997. 生物多样性在害虫综合治理中的机制及地位. 西南农业学报, 10(4): 114–123.]
- Liu J, Hou YL, Wang LS, Liu, QY, Bai HJ, Liu ZQ, Guo QW, 2007. On the intercrop mode for flue-cured tobacco and wweet potato. *Chinese Tobacco Science*, 28(1): 40–42. [刘剑, 侯跃亮, 王乐三, 刘起业, 白化军, 刘中庆, 郭全伟, 2007. 烤烟地瓜间作模式研究. 中国烟草科学, 28(1): 40–42.]
- Lively CM, 2001. Propagule interactions and the evolution of virulence. *Journal of Evolutionary Biology*, 14(2): 317–324.
- Lv SZ, Li JB, Tian WD, Tian CY, 2005. Ecological Functions and Mechanism of Biodiversity in Controlling Insect Pests in Agro-ecosystems. *Arid Zone Research*, 22(3): 400–404. [吕昭智, 李进步, 田卫东, 田长彦, 2005. 生物多样性在害虫控制中的生态功能与机理. 干旱区研究, 22(3): 400–404.]
- Luo Y, Zeng SM, 1990. Preliminary study on the variety deployment decision model (VDDM) in integrated disease management of wheat. *Acta Agriculturae Universitatis Pekinensis*, S1: 96–115. [骆勇, 曾士迈, 1990. 小麦多病害综防决策中品种布局决策模型 (VDDM) 的研究. 北京农业大学学报, S1: 96–115.]
- Ma KZ, Hao SG, Zhao HY, 2007. Strip cropping wheat and alfalfa to improve the biological control of the wheat aphid *Macrosiphum avenae* by the mite *Allothrombium ovatum*. *Agriculture. Ecosystems and Environment*, 119(1/2): 49–52.
- Marshall DR, Brown AHD, 1973. Stability of performance of mixtures and multilines. *Euphytica*, 22(2): 405–412.
- May RMC, 2001. Stability and Complexity in Model Ecosystems. Princeton: Princeton University Press. 38–41.
- McDonald BA, Linde C, 2002. Pathogen population genetics, evolutionary potential, and durable resistance. *Annual Review of Phytopathology*, 40(1): 349–379.
- Meehan TD, Werling BP, Landis DA, Gratton C, 2011. Agricultural landscape simplification and insecticide use in the Midwestern United States. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 108(28): 11500–11505.
- Meek B, Loxton D, 2002. The effect of arable field margin composition on invertebrate biodiversity. *Biological Conservation*, 106(2): 259–271.
- Mille B, Fraj MB, Monod H, de Vallavieille-Pope C, 2006. Assessing four-way mixtures of winter wheat cultivars from the performances of their two-way and individual components. *European Journal of Plant Pathology*, 114(2): 163–173.
- Mundt CC, 2002. Use of multiline cultivars and cultivar mixtures for disease management. *Annual Review of Phytopathology*, 40(4): 381–410.
- Mundt CC, Hayes PM, Schon CC, 1994. Influence of barley variety mixtures on severity of scale and net blot and on yield. *Plant*

- Pathology*, 43(2): 356–361.
- Newton AC, Ellis RP, Hackett CA, Guy DC, 1997. The effect of component number on *Rhynchosporium secalis* infection and yield in mixtures of winter barley cultivars. *Plant Pathology*, 46(6): 930–938.
- Newton AC, Guy DC, 2009. The effects of uneven, patchy cultivar mixtures on disease control and yield in winter barley. *Field Crops Research*, 110(3): 225–228.
- Nong RG, Zhang JQ, 1998. Structure and dynamics of pest and predacious arthropod community in paddy field. *Acta Arachnologica Sinica*, 7(1): 74–80. [农荣贵, 张景强, 1998. 稻田害虫和捕食性节肢动物群落结构和动态. 蛛形学报, 7(1): 74–80.]
- Olson DM, Wackers FL, 2007. Management of field margins to maximize multiple ecological services. *Journal of Applied Ecology*, 44(1): 13–21.
- Orr DB, Landis DA, Mutch DR, Manley GV, Stuby SA, King RL, 1997. Ground cover influence on microclimate and *Trichogramma* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) augmentation in seed corn production. *Environmental Entomology*, 26(2): 433–438.
- OuYang F, Men XY, Yang B, Su JW, Zhang Y, Zhao ZH, Ge F, 2012. Maize benefits the predatory beetle, *Propylea japonica* (Thunberg), to provide potential to enhance biological control for aphids in cotton. *PLoS ONE*, 7(9): e44379.
- Pan PL, 2016. Effects of raising crop diversity on the occurrence of plant diseases, insect pests and their natural enemies. Doctoral dissertation. Beijing: China Agricultural University. [潘鹏亮, 2016. 增加作物多样性对病虫害和天敌发生的影响. 博士学位论文. 北京: 中国农业大学.]
- Rajeswara RBR, Prasad R, 1982. Studies on productivity of seed blends of 2 spring wheat cultivars under rainfed conditions. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 151: 17–23.
- Ram S, Singh S, 2010. Effect of intercropping of spices, cereal and root crops on the incidence of *Helicoverpa armigera* (Hub) in tomato. *Vegetable Sci.*, 37(2): 164–166.
- Ramachandran S, Buntin GD, All JN, Raymer PL, Stewart CNJ, 2000. Intraspecific competition of an insect resistant transgenic canola in seed mixtures. *Agronomy Journal*, 92(2): 368–374.
- Rand TA, Tylianakis JM, Tscharnkte T, 2006. Spillover edge effects: The dispersal of agriculturally subsidized insect natural enemies into adjacent natural habitats. *Ecology Letters*, 9(5): 603–614.
- Risch SJ, Andow DA, Altieri MA, 1983. Agroecosystem diversity and pest control-data, tentative conclusions, and new research directions. *Environmental Entomology*, 12(3): 625–629.
- Root RB, 1973. Organization of plant-arthropod association in simple and diverse habitats: The fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecological Monographs*, 43(1): 95–124.
- Schmidt KA, Osteeld RS, 2001. Biodiversity and the dilution effect in disease ecology. *Ecology*, 82(3): 609–619.
- Sharma SN, Prasad R, 1978. Systematic mixed versus pure stands of wheat genotypes. *Journal of Agricultural Science*, 90(2): 441–444.
- Shi GL, Zhao LL, Miao ZW, Liu SQ, Cao H, Li SY, Bruce PIKE, 2005. The structure and dynamics of pest insect communities in jujube sites of different intercropped systems. *Acta Ecologica Sinica*, 25(9): 2263–2271. [师光禄, 赵莉茜, 苗振旺, 刘素琪, 曹挥, Bruce PIKE, 2005. 不同间作枣园害虫的群落结构与动态. 生态学报, 25(9): 2263–2271.]
- Shi PJ, Hui C, Men XY, Zhao ZH, Ouyang F, Ge F, 2014. Cascade effects of crop species richness on the diversity of pest insects and their natural enemies. *Science China Life Sciences*, 57(7): 718–725.
- Shi SL, Qi J, 2010. Research review on physiological and ecological effects of alfalfa intercropping system. *Grassland and Turf*, 30(6): 89–93. [师尚礼, 祁娟, 2010. 苜蓿间作系统的生理生态效应研究进展. 草原与草坪, 30(6): 89–93.]
- Shui MX, Chen DF, Qin SC, Jiang SH, 1999. The silicification of young tissues of rice and relationship with its resistance to blast of rice. *Plant National and Fertilizer Science*, 5(4): 352–358. [水茂兴, 陈德富, 秦遂初, 蒋式洪, 1999. 水稻新嫩组织的硅质化及其与稻瘟病抗性的关系. 植物营养与肥料学报, 5(4): 352–358.]
- Smith HA, McSorley R, 2000. Intercropping and pest management: A review of major concepts. *American Entomologist*, 46(3): 154–161.
- Smithson JB, Lenne JM, 1996. Varietal mixtures: A viable strategy for sustainable productivity in subsistence agriculture. *Annals of Applied Biology*, 128(1): 127–158.
- Skovgard H, Pats P, 1996. Effects of intercropping on maize stemborers and their natural enemies. *Bulletin of Entomological Research*, 86(5): 599–607.
- Tahvanainen JO, Root RB, 1972. The influence of vegetational diversity on the population ecology of a specialized herbivore, *Phyllotreta cruciferae* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Oecologia*, 10(4): 321–346.
- Tang X, Zheng Y, Tang L, Zhang CC, Zhu YY, Zhang FS, 2006. Effects of nitrogen and silicon nutrition on rice blast occurrence under intercropping with different type varieties. *Chinese Journal of Rice Science*, 20(6): 663–666. [唐旭, 郑毅, 汤利, 张朝春, 朱有勇, 张福锁, 2006. 不同品种间作条件下的氮硅营养对水稻稻瘟病发生的影响. 中国水稻科学, 20(6): 663–666.]
- Tian YJ, Liang GW, Zeng L, Lu YY, 2012. Influence of

- intercropping on dynamics of insect pests, natural enemies and the damage of *Ostrinia furnacalis* in sweet corn fields. *Journal of Plant Protection*, 39(1): 1–6. [田耀加, 梁广文, 曾玲, 陆永跃, 2012. 间作对甜玉米田主要害虫与天敌动态的影响. 植物保护学报, 39(1): 1–6.]
- Tilman D, Reich PB, Knops JMH, 2006. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature*, 441(7093): 629.
- Tooker JF, Frank SD, 2012. Genotypically diverse cultivar mixtures for insect pest management and increased crop yields. *Journal of Applied Ecology*, 49(5): 974–985.
- Wan FH, Chen CM, 1986. Studies on the structure of the rice pest-natural enemy community and diversity under IPM area and chemical control area. *Acta Ecologica Sinica*, 6(2): 159–170. [万方浩, 陈常铭, 1986. 综防区和化防区稻田害虫-天敌群落组成及多样性的研究. 生态学报, 6(2): 159–170.]
- Wan NF, Cai YM, Shen YJ, Ji XY, Wu XW, Zheng XR, Cheng W, Li J, Jiang YP, Chen X, Weiner J, Jiang JX, Nie M, Tian WD, Zhang H, Li B, 2018. Increasing plant diversity with border crops reduces insecticide use and increases crop yield in urban agriculture. *eLife*, 7: e35103.
- Wang YZ, Yue YH, 1998. Efficacy of interplant and mixture sowing of maize and soybean on pest and disease management in soybean. *Plant Protection*, 24(1): 13–15. [王玉正, 岳跃海, 1998. 大豆玉米间作和同穴混播对大豆病虫发生的综合效应研究. 植物保护, 24(1): 13–15.]
- Wolfe MS, 1985. The current status and prospects of multiline cultivars and variety mixtures for disease resistance. *Annual Review of Phytopathology*, 23(1): 251–273.
- Wolfe MS, 1992. Barley diseases: Maintaining the value of our varieties//Munck L. Barley Genetics VI(eds.). Proceedings of the sixth international barley genetics symposium, II. Copenhagen, Denmark: Munksgaard International Publishers. 1055–1067.
- Wolfe MS, 2000. Crop strength through diversity. *Nature*, 406(6797): 681–682.
- Wu MX, Han RJ, Wang SY, Jiang P, Zhang QL, Xia LS, Han BY, 2010. Promoting effect of intercropping on insect diversity in Chinese plum-tea or medical dogwood-tea or chestnut-tea intercrop plantations. *Chinese Bulletin of Entomology*, 47(6): 1165–1169. [吴满霞, 韩仁甲, 汪升毅, 江平, 张启利, 夏良胜, 韩宝瑜, 2010. 苦李山茶茱萸或板栗与茶间作增进昆虫多样性的效应. 昆虫知识, 47(6): 1165–1169.]
- Yang J, Shi ZF, Gao D, Liu L, Zhu YY, Li CY, 2012. Mechanism on biodiversity managing crop diseases. *Hereditas*, 34(11): 1390–1398. [杨静, 施竹凤, 高东, 刘林, 朱有勇, 李成云, 2012. 生物多样性控制作物病害研究进展. 遗传, 34(11): 1390–1398.]
- Yang JC, Liu JJ, An ZY, Zhu YY, Li CY, Chen XD, Lu YE, Li HY, Dian LF, 2009. Analysis on the effect of interplanting on the disease and pests control and yield increase of wheat and faba bean. *Journal of Yunnan Agricultural University*, 24(3): 340–348. [杨进成, 刘坚坚, 安正云, 朱有勇, 李成云, 陈向东, 卢玉娥, 李红彦, 甸兰芬, 2009. 小麦蚕豆间作控制病虫害与增产效应分析. 云南农业大学学报, 24(3): 340–348.]
- Ye HX, He XM, Han BY, 2010a. Difference in influence of intercropping of tea plants with waxberry and citrus and snake gourd fruit plants respectively on numeral and spatial characteristics of population of citrus spiny white fly. *Journal of Anhui Agricultural University*, 37(2): 183–188. [叶火香, 何迅民, 韩宝瑜, 2010a. 茶园间作杨梅、柑桔和吊瓜对粉虱种群数空间特征的影响. 安徽农业大学学报, 37(2): 183–188.]
- Ye HX, Mu D, Han BY, 2010b. Effects and differences of citrus red bayberry melon intercropping in tea garden on population characteristics of tea aphid, *Aphis gossypii*. *Tea Science and Technology*, (2): 7–12. [叶火香, 穆丹, 韩宝瑜, 2010b. 茶园间作柑桔杨梅吊瓜对茶蚜种群数空特征影响和差异. 茶叶科学技术, (2): 7–12.]
- Ye ZC, He YF, Lu DQ, Li HB, Zhu F, 2015. Inhibitory effects and influence on yield of intercropping maize at different density with soybean. *Weed Science*, 33(4): 1–4. [叶照春, 何永福, 陆德清, 李鸿波, 朱峰, 2015. 玉米不同密度下间作大豆控草效果及对产量的影响. 杂草科学, 33(4): 1–4.]
- You MS, Hou YM, Liu YF, Yang G, Li ZS, Cai HJ, 2004. Non-crop habitat manipulation and integrated pest management in agroecosystems. *Acta Entomologica Sinica*, 47(2): 260–268. [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.]
- Yu HH, 2014. Study on the effects of controlling rice pests by using plant biodiversity of paddy ridge. Master thesis. Hainan: Hainan University. [俞欢慧, 2014. 利用稻田田埂生物多样性控制水稻虫害的效应研究. 硕士学位论文. 海南: 海南大学.]
- Zaller JG, Moser D, Drapela T, Schmöger C, Frank T, 2009. Parasitism of stem weevils and pollen beetles in winter oilseed rape is differentially affected by crop management and landscape characteristics. *Biocontrol*, 54(4): 505–514.
- Zeng SM, 2004. Simulation study on cultivar deployment against wheat stripe rust caused by *Puccinia striiformis* West. in China. *Acta Phytopathologica Sinica*, 34(1): 261–271. [曾士迈, 2004. 品种布局防治小麦条锈病的模拟研究. 植物病理学报, 34(1): 261–271.]
- Zhan J, McDonald BA, 2014. The interaction among evolutionary forces in the pathogenic fungus *Mycosphaerella graminicola*. *Fungal Genetics and Biology*, 41(6): 590–599.

- Zhan JS, Thrall PH, Papaix J, Xie LH, Burdon JJ, 2015. Playing on a pathogen's weakness: Using evolution to guide sustainable plant disease control strategies. *Annual Review of Phytopathology*, 53: 19–43.
- Zhao ZH, Gao F, He DH, Ge F, 2015. Ecologically based pest management at multiple spatial scales. *Scientia Sinica Vitae*, 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.]
- Zheng YK, You MS, 2009. Biological diversity in support of ecologically-based pest management at landscape level. *Acta Ecologica Sinica*, 29(3): 1508–1518. [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): 1508–1518.]
- Zhou HB, Chen JL, Cheng DF, Liu Y, Sun JR, 2009. Effects of wheat-pea intercropping on the population dynamics of *Sitobion avenae* (Homoptera:Aphididae) and its main natural enemies. *Acta Entomologica Sinica*, 52(7): 775–782. [周海波, 陈巨莲, 程登发, 刘勇, 孙京瑞, 2009. 小麦间作豌豆对麦长管蚜及其主要天敌种群动态的影响. 昆虫学报, 52(7): 775–782.]
- Zhou ZY, Huang XC, Meng L, Xie TZ, Li BP, 2011. Arthropod diversity on plants at field margins of organic farming paddy rice. *Chinese Journal of Ecology*, 30(7): 1347–1353. [周子杨, 黄先才, 孟玲, 谢桐洲, 李保平, 2011. 有机稻田埂植物上节肢动物多样性. 生态学杂志, 30(7): 1347–1353.]
- Zhu YY, 2007. Genetic Diversity and Continued Control of Crop Diseases. Beijing: Science Press. 4. [朱有勇, 2007. 遗传多样性与作物病害持续控制. 北京: 科学出版社. 4.]
- Zhu YY, Chen HR, Fan JH, Wang YY, Li Y, Chen JB, Fan JX, Yang SS, Hu LP, Leung H, Mew TW, Teng PS, Wang ZH, Mundt CC, 2000. Genetic diversity and disease control in rice. *Nature*, 406(6797): 718–722.
- Zhu YY, Chen HR, Fan JH, Wang YY, Li Y, Fan JX, Yang SS, Ma GL, Chen JB, Li ZS, Lu BR, 2003. The use of rice variety diversity for rice blast control. *Scientia Agricultura Sinica*, 36(5): 521–527. [朱有勇, 陈海如, 范静华, 王云月, 李炎, 范金祥, 杨仕生, 马光亮, 陈建斌, 李作森, 卢宝荣, 2003. 利用水稻品种多样性控制稻瘟病研究. 中国农业科学, 36(5): 521–527.]
- Zhu YY, Leung H, Chen HR, Wang YY, Tang KR, Zhao XQ, Zhou JY, Tu JH, Li Y, He XH, Zhou JH, Sun Y, Mew TW, 2004. Using resistance genes diversity for sustainable rice disease control. *Scientia Agricultura Sinica*, 37(6): 832–839. [朱有勇, Leung Hei, 陈海如, 王云月, 汤克仁, 赵学谦, 周金玉, 涂建华, 李炎, 何霞红, 周江鸿, 孙雁, Mew Twng-Wah, 2004. 利用抗病基因多样性持续控制水稻病害. 中国农业科学, 37(6): 832–839.]
- Zu YQ, Hu WY, Wu BZ, Zhan FD, Li Y, 2008. Effect of chilli pepper intercropping system on nutrient utilization, main diseases and pests and yield of chilli pepper. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 26(4): 412–416. [祖艳群, 胡文友, 吴伯志, 湛方栋, 李元, 2008. 不同间作模式对辣椒养分利用、主要病虫害及产量的影响. 武汉植物学研究, 26(4): 412–416.]