

茶园垂直分层对天敌捕食压力的动态影响*

邓子良^{1,2**} 熊阳飞² 李辉辉^{2,3} 赵志天² 林昌进²
孙悦^{2,3} 陈李林^{2***}

(1. 福建农林大学安溪茶学院, 安溪 362406; 2. 福建农林大学植物保护学院, 农林生物安全全国重点实验室, 福州 350002;
3. 福建农林大学园艺学院, 福州 350002)

摘要 【目的】本研究旨在评估茶园垂直分层及季节与时间变化对天敌捕食压力的影响, 进而揭示茶园生态系统中生物防治功能的动态特征与调控机制。【方法】于2021年1月至2022年6月期间, 采用人工猎物法系统监测茶园不同垂直分层(冠层、中层、地表)中的天敌捕食事件, 分析捕食压力的空间差异及其季节和时序变化规律。【结果】试验期间累计放置人工猎物40 608个, 记录到有效捕食事件2 362次。节肢动物、鸟类和哺乳动物的捕食事件占比分别为96.02%、2.92%和1.06%。在垂直分层中, 茶园地表的总捕食率及节肢动物捕食率均显著高于茶树冠层($P < 0.001$)与中层($P < 0.001$), 茶树冠层的捕食率也显著高于茶树中层($P < 0.001$)。鸟类的捕食率则在茶树冠层达到最高。季节动态分析表明, 总捕食者与节肢动物的捕食率在夏、秋季显著高于春($P < 0.05$)、冬季($P < 0.01$), 在春季显著高于冬季($P < 0.05$); 同时, 节肢动物的捕食率在秋季还高于夏季($P < 0.05$); 鸟类在冬季的捕食活动最为活跃。时序变化上, 总捕食率与节肢动物捕食率在2021年1月至2022年2月期间呈先升后降趋势, 于2021年9月达到峰值, 2022年2月降至低谷, 随后在2022年5月略有回升。2021年1月至2022年1月期间, 茶园地表的捕食率持续显著高于茶树冠层($P < 0.001$)与中层($P < 0.001$)。【结论】茶园天敌的捕食压力具有显著的时空异质性, 垂直分层、季节及时间变化均是其主要影响因子。本研究为茶园保护性生物防治策略的优化与生态茶园管理提供了理论支撑。

关键词 人工猎物法; 生物防治; 垂直异质性; 季节动态; 攻击率; 生态系统服务

Dynamic impact of vertical stratification in a tea plantation on predation pressure by natural enemies

DENG Zi-Liang^{1,2**} XIONG Yang-Fei² LI Hui-Hui^{2,3} ZHAO Zhi-Tian²
LIN Chang-Jin² SUN Yue^{2,3} CHEN Li-Lin^{2***}

(1. Anxi College of Tea Science, Fujian Agriculture and Forestry University, Anxi 362406, China; 2. State Key Laboratory of Agricultural and Forestry Biosecurity, College of Plant Protection, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China;
3. College of Horticulture, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China)

Abstract [Aim] This study aimed to evaluate the effect of vertical stratification, seasonal variations, and temporal dynamics on predation pressure exerted by natural enemies in a tea plantation, and to elucidate the real-time dynamics and regulatory mechanisms of biological control functions within the tea agro-ecosystem. [Methods] From January 2021 to June 2022, artificial prey were systematically employed to monitor predation events by natural enemies across three vertical stratification (canopy, midstory, and ground) in a tea plantation. Spatial, seasonal, and temporal patterns of predation pressure were analyzed. [Results] A total of 40 608 artificial prey were deployed, among which 2 362 valid predation events were recorded. Arthropods, birds, and mammals accounted for 96.02%, 2.92%, and 1.06% of all predation events, respectively.

*资助项目 Supported projects: 福建省科技计划农业引导性项目(2024N0053); 南平市科技特派员专项经费(N2023T011); 闽台作物有害生物生态防控国家重点实验室开放课题基金项目(SK2022004); 国家自然科学基金项目(31501650)

**第一作者 First author, E-mail: 791436570@qq.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: llchen@fafu.edu.cn

收稿日期 Received: 2024-07-01; 接受日期 Accepted: 2024-09-28

Regarding vertical stratification, both total predation rate and arthropod predation rate were significantly higher on the ground level than in the tea canopy ($P < 0.001$) and midstory ($P < 0.001$). Predation rate in the tea canopy was also significantly higher than in the midstory ($P < 0.001$). Birds exhibited the highest predation rate in the tea canopy. Seasonal dynamics showed that total and arthropod predation rates were significantly higher in summer and autumn than in spring ($P < 0.05$) and winter ($P < 0.01$), with arthropod predation rate was higher in autumn than in summer. Bird predation rate was most active in winter than in other seasons. Temporally, total and arthropod predation rates increased initially and then declined between January 2021 and February 2022, peaking in September 2021 and dropping to the lowest level in February 2022, followed by a slight recovery in May 2022. Throughout the period from January 2021 to January 2022, predation rates on the ground remained consistently and significantly higher than those in the canopy ($P < 0.001$) and midstory ($P < 0.001$). **[Conclusion]** Predation pressure by natural enemies in a tea plantation displays pronounced spatiotemporal heterogeneity, driven mainly by vertical stratification, season, and time. These findings provide a theoretical foundation for refining conservation biological control strategies and promoting ecologically oriented management practices in tea plantations.

Key words artificial prey; biological control; vertical heterogeneity; seasonal dynamics; attack rate; ecosystem service

茶树 *Camellia sinensis* 是山茶科 Theaceae 山茶属 *Camellia* 的常绿灌木或小乔木, 也是中国最重要的叶用经济作物之一。中国茶叶自古远销东南亚邻国及世界各地, 深受世界消费者喜爱。据统计, 2023 年全国茶叶总产量达 333.95 万吨, 茶园面积达 343.31 万 hm^2 , 茶叶产量与种植规模均位居世界首位 (梅宇和梁晓, 2024)。当前, 我国茶园仍普遍采用单一化、规模化种植及集约化管理模式 (Kehoe *et al.*, 2017; 周重旺等, 2019)。广谱性捕食者 (如鸟类、节肢动物和小型哺乳动物) 作为保护性生物防治的关键组成部分, 在农业生态系统中发挥着重要的天敌功能 (Bommarco *et al.*, 2013; 陆宴辉等, 2017)。应用捕食性天敌开展害虫综合治理, 是促进农业生态系统可持续发展的核心策略之一 (Ratnadass *et al.*, 2012; 陆宴辉等, 2017)。随着消费者对茶叶质量安全要求的日益提升, 茶园化学农药的使用受到愈加严格的限制。因此, 明确茶园天敌捕食压力的时空格局, 对于维护和增强茶园生物防治功能具有重要的理论价值与实践指导意义 (Chen and Luo, 2025)。

捕食者与猎物的相互作用是维持生态系统平衡与稳定的重要驱动力 (欧阳芳等, 2013; Gunnarsson *et al.*, 2018)。然而, 捕食行为通常具有瞬时性与不确定性, 为其直接观测与定量评估带来挑战 (Irschick and Reznick 2009)。目前评估天敌捕食压力的方法主要包括直接观测、猎物残体分析、笼罩实验、诱捕器监测、稳定同位素

示踪及脂肪酸标记等, 但均存在一定的局限性 (Birkhofer *et al.*, 2017)。人工猎物法以其操作简便、环境友好、经济高效等优势, 被广泛应用于森林 (Roslin *et al.*, 2017)、农田 (Nobilly *et al.*, 2023) 和城市 (Frey *et al.*, 2018) 等生态系统中的天敌功能评估 (Lövei and Ferrante, 2017), 然而其在茶园生态系统中的应用尚较为有限。Imboma 等 (2020b) 在福建茶园的研究发现, 节肢动物捕食率随距树林边缘距离的增加而下降, 而鸟类的捕食率则呈现上升趋势。一般而言, 人工猎物在野外的放置时间短为 24-72 h 至 1-2 周不等 (Witwicka *et al.*, 2019; Pan *et al.*, 2021; Barrone *et al.*, 2023), 通过识别猎物体表的取食痕迹, 可有效鉴定捕食者类群并量化天敌捕食压力 (Low *et al.*, 2014; Rößler *et al.*, 2018)。不同捕食者类群在人工猎物上留下的咬痕具有可辨识的特征差异 (Richards and Coley, 2007; Howe *et al.*, 2009), 因此可通过痕迹分析识别蚂蚁、蝙蝠、鼠类和鸟类等主要天敌 (Tiede *et al.*, 2017; Ocampo-Ariza *et al.*, 2023)。

生境的垂直异质性由多个微生境共同构成, 各微生境在资源可利用性、光照条件、气候特征及生物组成等方面存在差异 (Gossner and Petermann, 2022), 从而导致不同垂直分层中天敌与害虫的类群组成及多度呈现明显分化 (Oliveira *et al.*, 2024)。Aikens 等 (2013) 的研究表明, 温带原始森林林下层的捕食率显著高于林冠层, 且节肢动物捕食率高于鸟类。在茶园生

态系统中,鳞翅目害虫常分布于茶树不同部位进行取食为害,其高龄幼虫(如尺蠖类)多在地表化蛹,致使茶园各垂直分层间的天敌类群及其捕食压力存在显著差异(艾洪木和赵士熙,1999;刘飞飞等,2015;梁周瑞,2020)。同时,茶树鳞翅目害虫的分布还表现出明显的季节与时间动态(张书平等,2018;刘亚男等,2022;谢小群等,2023)。系统掌握茶园天敌捕食压力的时空变化规律,有助于制订更为精准的茶园管理策略与害虫生态调控措施(宋学雨等,2020;吴筱萌等,2023)。

基于此,本研究于2021年1月至2022年6月,采用人工猎物法系统评估了温带茶园中总捕食者、节肢动物、鸟类和哺乳动物的捕食率在垂直分层(茶树冠层、中层及茶园地表)、季节动态及时间序列中的变化特征。分别从时间、季节、垂直分层及其交互效应等多个维度,系统解析了总捕食者及不同捕食者类群捕食压力的变化规律,以为茶园保护性生物防治体系的构建提供理论依据与技术支撑,助力茶叶安全生产与品质提升。

1 材料与方法

1.1 研究地点

本研究试验点位于福建省福州市福建农林大学春伦茶业集团育苗基地(26°05'N, 119°14'E)(图1)。基地海拔约50 m,地处福建农林大学南山山腰,属亚热带海洋性季风气候,年均降水量1 000-2 300 mm,年均气温18-22 °C,光照



图1 春伦茶业集团育苗基地概貌
Fig. 1 Overview of the seedling base of Chunlun Tea Corporation

充足,降水丰富,适宜茶树生长。茶园采用有机管理模式,全程不使用化学农药与肥料,每年5和11月人工除草,并于11月结合茶树修剪增施有机肥。

茶园植被多样性较高,周边分布有多种灌木、乔木、竹类及铁芒萁 *Dicranopteris linearis*, 茶园套种桃 *Prunus persica*、桑葚 *Morus rubra*、柿 *Diospyros kaki*、柑橘 *Citrus reticulata*、香蕉 *Musa nana* 等果树。主要栽培茶树品种包括黄桫、福鼎大白、福云六号、铁观音、肉桂、毛蟹与水仙。

1.2 试验设计

采用人工猎物法评估茶园中鳞翅目害虫天敌的捕食压力。在茶园随机设置3个面积为30 m×10 m的试验地块,各地块间距50 m。每个地块内随机选取12株茶树,于每株茶树的冠层、中层及茶园地表各放置1个人工猎物(图2)。试验周期为2021年1月至2022年6月,每月观测时长不少于15 d。

1.3 人工猎物制备与布设

使用绿色无毒橡皮泥(SmeedyPlus, Viborg, Denmark),通过改良压泥器将其塑形为表面光滑的圆柱体人工猎物(长30 mm,直径3 mm),以模拟鳞翅目幼虫形态。人工猎物分别固定于茶树冠层或中层叶片正面,以及距离茶树主干10 cm范围内的地表凋落茶树叶片上,使用强力胶水(Loctite®)进行粘附固定。每次试验共放置108个人工猎物。人工猎物放置茶园后,每隔24 h检查1次,若发现人工猎物出现咬痕或遗失,立即在原位补放新猎物(图2)。

1.4 捕食事件记录与鉴定

所有带咬痕的人工猎物均用5 mL离心管回收,并参照Ferrante等(2014)与Low等(2014)的方法进行捕食者类群鉴定。由于被攻击的同一人工猎物上可能存在多种咬痕,为保证鉴定准确性,本研究仅选取其中最明显的一类咬痕进行识别,并将其归入以下捕食者类群:节肢动物、鸟类、哺乳动物或未知(图3:A-C)。



图 2 人工猎物放置位置示意图
Fig. 2 Schematic diagram of artificial prey placement



图 3 被节肢动物 (A)、鸟类 (B) 和哺乳动物 (C) 攻击后的人工猎物咬痕特征
Fig. 3 Characteristic feeding marks on artificial prey attacked by arthropods (A), birds (B), and mammals (C)

2 结果与分析

2.1 茶园人工猎物的被捕食概况

试验期间共放置人工猎物 40 608 个，实地记录捕食事件 376 次；回收人工猎物 40 375 个，丢失 234 个。因无法确定丢失猎物是否被捕食，故未将其纳入后续分析。根据人工猎物表面咬痕特征，捕食者可归类为节肢动物、鸟类、哺乳动物及未知类群。其中，未知咬痕难以区分来自天敌攻击或非天敌生物（如软体动物蜗牛、蛞蝓等

或植食性昆虫蝗虫、蟋蟀等）的干扰，因此也不纳入统计分析。最终确认被天敌攻击的人工猎物共计 2 362 个，总捕食者捕食率为 5.85%（表 1）。在有效捕食事件中，节肢动物、鸟类和哺乳动物的捕食事件所占比例分别为 96.02%、2.92%和 1.06%（图 4）。

2.2 茶园垂直分层对天敌捕食压力的影响

茶园不同垂直分层中各类捕食者的捕食压力存在显著差异。茶园垂直分层对总捕食者($\chi^2 =$

表 1 茶园中人工猎物被捕食者攻击的数量统计
Table 1 Number of artificial prey attacked by predators in a tea plantation

解释变量 Explanatory variable	垂直分层/季节/时间 Vertical stratification/ Season/Date	放置猎物数 Number of preys exposed	人工猎物被捕食个体数[捕食率(%)] Number of preys attacked by [Predation rate (%)]			
			总捕食者 Total predators	节肢动物 Arthropods	鸟类 Birds	哺乳动物 Mammals
垂直分层 Vertical stratification	冠层 Canopy	13 536	350 (2.59)	307 (2.27)	41 (0.31)	2 (0.02)
	中层 Midstory	13 536	114 (0.84)	92 (0.68)	18 (0.13)	4 (0.03)
	地表 Ground	13 536	1 899 (14.03)	1 869 (13.81)	9 (0.07)	21 (0.16)
季节 Season	春季 Spring	7 452	419 (5.62)	398 (5.34)	12 (0.16)	9 (0.12)
	夏季 Summer	6 372	728 (11.42)	718 (11.27)	6 (0.09)	4 (0.06)
	秋季 Autumn	4 860	610 (12.55)	609 (12.53)	0 (0.00)	1 (0.02)
	冬季 Winter	6 804	163 (2.40)	146 (2.15)	13 (0.19)	4 (0.06)
时间(年.月) Date (year.month)	2021.01	2 160	56 (2.59)	47 (2.18)	8 (0.37)	1 (0.05)
	2021.02	2 376	65 (2.73)	58 (2.44)	4 (0.17)	3 (0.13)
	2021.03	3 132	157 (5.01)	149 (4.76)	4 (0.13)	4 (0.13)
	2021.04	2 808	151 (5.38)	141 (5.02)	6 (0.21)	4 (0.14)
	2021.05	1 512	111 (7.34)	108 (7.14)	2 (0.13)	1 (0.07)
	2021.06	2 052	189 (9.21)	182 (8.87)	5 (0.24)	2 (0.10)
	2021.07	1 944	192 (9.87)	189 (9.72)	1 (0.05)	2 (0.10)
	2021.08	2 376	347 (14.60)	347 (14.60)	0 (0.00)	0 (0.00)
	2021.09	1 080	172 (15.92)	172 (15.93)	0 (0.00)	0 (0.00)
	2021.10	1 944	249 (12.81)	249 (12.81)	0 (0.00)	0 (0.00)
	2021.11	1 836	189 (10.29)	188 (10.24)	0 (0.00)	1 (0.05)
	2021.12	1 728	77 (4.46)	72 (4.17)	5 (0.29)	0 (0.00)
	2022.01	3 348	80 (2.39)	68 (2.03)	8 (0.24)	4 (0.11)
	2022.02	1 836	11 (0.60)	11 (0.60)	0 (0.00)	0 (0.00)
	2022.03	2 052	30 (1.46)	25 (1.22)	4 (0.19)	1 (0.05)
	2022.04	2 808	84 (2.99)	69 (2.46)	13 (0.46)	2 (0.07)
	2022.05	3 348	155 (4.62)	150 (4.48)	5 (0.15)	0 (0.00)
	2022.06	2 268	48 (2.12)	43 (1.90)	4 (0.18)	1 (0.04)

801.87, $df = 2$, $P < 0.001$) 与节肢动物 ($\chi^2 = 762.70$, $df = 2$, $P < 0.001$) 的捕食压力均具有极显著影响,但对鸟类($\chi^2 = 2.23$, $df = 2$, $P = 0.328$) 及哺乳动物 ($\chi^2 = 0.91$, $df = 2$, $P = 0.824$) 的影响不显著(表 2)。总捕食者与节肢动物在茶园地表的捕食率均显著高于茶树冠层 ($P < 0.001$) 与中层 ($P < 0.001$)。此外,二者在茶树冠层的捕食率也显著高于茶树中层 ($P < 0.001$)。鸟类在茶树冠层的捕食率虽高于茶树中层与茶园地表,但差异未达显著水平 ($P = 0.328$)。哺乳动物在三个垂直分层间的捕食率差异均不显著 ($P = 0.824$; 图 5)。

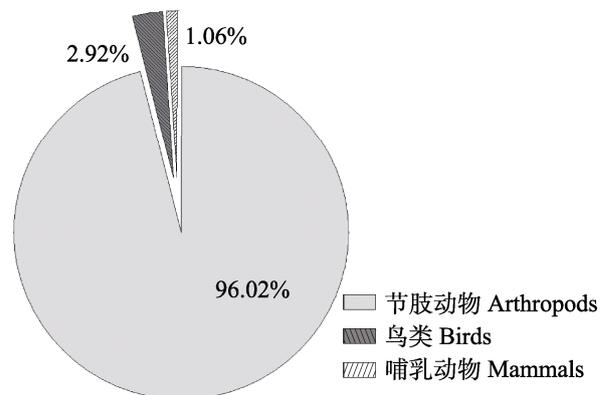


图 4 不同捕食者类群的捕食事件占比
Fig. 4 Proportion of predation events attributed by different predator groups

表 2 垂直分层、时间及其交互作用对总捕食者、节肢动物、鸟类和哺乳动物捕食压力的预测模型拟合结果
Table 2 Fitted model predictions of the effects of vertical stratification, date, and their interaction on predation pressure by total predators, arthropods, birds, and mammals

解释变量 Explanatory variable	总捕食者 Total predators			节肢动物 Arthropods			鸟类 Birds			哺乳动物 Mammals						
	估计值 Estimate	标准误差 SE	Z 值 Z-value	估计值 Estimate	标准误差 SE	Z 值 Z-value	估计值 Estimate	标准误差 SE	Z 值 Z-value	估计值 Estimate	标准误差 SE	Z 值 Z-value				
垂直分层 Vertical stratification																
中层 Midstory	0.185	0.432	0.429	0.668	-0.255	0.507	-0.502	0.616	1.614	1.102	1.465	0.143	-0.003	28 400	0.000	1.000
地表 Ground	1.401	0.359	3.908	0.001***	1.424	0.377	3.780	0.001***	0.693	1.232	0.563	0.574	19.800	20 100	0.001	0.999
时间 Date																
2021.02	-0.408	0.496	-0.823	0.410	-0.457	0.530	-0.862	0.389	-0.048	1.422	-0.033	0.973	-0.003	28 100	0.000	1.000
2021.03	0.210	0.402	0.525	0.600	0.120	0.430	0.279	0.780	-0.324	1.422	-0.228	0.820	19.500	20 100	0.001	0.999
2021.04	0.674	0.380	1.776	0.076	0.367	0.420	0.874	0.382	1.175	1.124	1.045	0.296	-0.003	27 000	0.000	1.000
2021.05	2.085	0.352	5.919	0.001***	2.073	0.371	5.590	0.001***	0.405	1.422	0.285	0.776	20.200	20 100	0.001	0.999
2021.06	1.729	0.352	4.912	0.001***	1.742	0.370	4.709	0.001***	0.794	1.232	0.644	0.519	19.900	20 100	0.001	0.999
2021.07	1.321	0.368	3.592	0.001***	1.394	0.384	3.629	0.001***	0.153	1.422	0.108	0.914	-0.002	29 600	0.000	1.000
2021.08	-0.563	0.519	-1.085	0.278	-0.457	0.530	-0.862	0.389	-17.914	7 610	-0.002	0.998	-16.400	2 390 000	0.000	1.000
2021.09	-13.249	343.000	-0.039	0.969	-13.142	343.000	-0.038	0.969	-18.033	12 000	-0.002	0.999	-10.000	3 540 000	0.000	1.000
2021.10	-0.769	0.594	-1.295	0.195	-0.663	0.604	-1.098	0.272	-18.163	9 530	-0.002	0.999	-20.900	2 640 000	0.000	1.000
2021.11	-2.102	1.051	-2.002	0.045*	-1.996	1.056	-1.890	0.059	-18.114	9 570	-0.002	0.999	-0.002	30 100	0.000	1.000
2021.12	0.168	0.463	0.364	0.716	-0.135	0.530	-0.255	0.799	1.374	1.161	1.183	0.237	-17.200	2 800 000	0.000	1.000
2022.01	-0.720	0.495	-1.454	0.146	-1.872	0.784	-2.388	0.017*	1.255	1.101	1.140	0.254	-0.003	26 200	0.000	1.000
2022.02	-13.252	264.000	-0.050	0.960	-13.145	263.000	-0.050	0.960	-17.883	8 520	-0.002	0.998	-9.830	2 710 000	0.000	1.000
2022.03	0.642	0.402	1.597	0.110	0.475	0.437	1.086	0.277	1.201	1.161	1.034	0.301	-21.800	2 570 000	0.000	1.000
2022.04	1.303	0.354	3.681	0.001***	1.045	0.382	2.735	0.006**	2.282	1.047	2.181	0.029*	-0.002	27 000	0.000	1.000
2022.05	1.724	0.340	5.080	0.001***	1.760	0.357	4.934	0.001***	1.222	1.101	1.110	0.267	-13.800	2 010 000	0.000	1.000
2022.06	0.096	0.440	0.220	0.826	-0.119	0.489	-0.244	0.807	1.100	1.161	0.948	0.343	-0.003	28 400	0.000	1.000

续表 2 (Table 2 continued)

解释变量 Explanatory variable	总捕食者 Total predators						节肢动物 Arthropods						鸟类 Birds						哺乳动物 Mammals					
	估计值 Estimate	标准误 SE	Z 值 Z-value	P 值 P-value	估计值 Estimate	标准误 SE	Z 值 Z-value	P 值 P-value	估计值 Estimate	标准误 SE	Z 值 Z-value	P 值 P-value	估计值 Estimate	标准误 SE	Z 值 Z-value	P 值 P-value	估计值 Estimate	标准误 SE	Z 值 Z-value	P 值 P-value				
	垂直分层 × 时间 Vertical stratification × Date																							
中层 × 2021.02 Midstory × 2021.02	-0.340	0.706	-0.482	0.630	-0.154	0.823	-0.187	0.852	-0.920	1.653	-0.556	0.578	-7.290	756 000	0.000	1.000	-7.290	756 000	0.000	1.000				
地表 × 2021.02 Ground × 2021.02	0.664	0.542	1.227	0.220	0.712	0.576	1.235	0.217	-0.693	1.881	-0.369	0.713	1.060	28 100	0.000	1.000	1.060	28 100	0.000	1.000				
中层 × 2021.03 Midstory × 2021.03	-0.722	0.589	-1.226	0.220	-0.784	0.729	-1.076	0.282	-0.514	1.601	-0.321	0.748	-27.200	790 000	0.000	1.000	-27.200	790 000	0.000	1.000				
地表 × 2021.03 Ground × 2021.03	0.846	0.443	1.907	0.057	0.927	0.472	1.962	0.050*	-18.014	5 790	-0.003	0.998	-18.700	20 100	-0.001	0.999	-18.700	20 100	-0.001	0.999				
中层 × 2021.04 Midstory × 2021.04	-1.301	0.596	-2.183	0.029*	-0.921	0.723	-1.274	0.203	-2.309	1.400	-1.644	0.100	-6.300	424 000	0.000	1.000	-6.300	424 000	0.000	1.000				
地表 × 2021.04 Ground × 2021.04	0.458	0.424	1.080	0.280	0.714	0.464	1.539	0.124	-21.127	13 700	-0.002	0.999	1.180	27 000	0.000	1.000	1.180	27 000	0.000	1.000				
中层 × 2021.05 Midstory × 2021.05	-1.761	0.550	-3.204	0.001**	-1.300	0.620	-2.097	0.036*	-1.614	1.799	-0.897	0.370	-25.300	310 000	0.000	1.000	-25.300	310 000	0.000	1.000				
地表 × 2021.05 Ground × 2021.05	-1.118	0.412	-2.716	0.007**	-1.196	0.433	-2.763	0.006**	-18.866	8 870	-0.002	0.998	-45.000	299 000	0.000	1.000	-45.000	299 000	0.000	1.000				
中层 × 2021.06 Midstory × 2021.06	-2.738	0.679	-4.035	0.001***	-2.205	0.730	-3.020	0.003**	-20.324	8 200	-0.002	0.998	-26.500	555 000	0.000	1.000	-26.500	555 000	0.000	1.000				
地表 × 2021.06 Ground × 2021.06	-0.145	0.400	-0.362	0.717	-0.156	0.419	-0.372	0.710	-0.286	1.537	-0.186	0.852	-19.800	20 100	-0.001	0.999	-19.800	20 100	-0.001	0.999				
中层 × 2021.07 Midstory × 2021.07	-3.667	1.106	-3.316	0.001***	-3.194	1.138	-2.806	0.005**	-18.909	5 720	-0.003	0.997	-7.850	1 100 000	0.000	1.000	-7.850	1 100 000	0.000	1.000				
地表 × 2021.07 Ground × 2021.07	0.520	0.413	1.259	0.208	0.474	0.430	1.101	0.271	-18.252	6 520	-0.003	0.998	0.851	29 600	0.000	1.000	0.851	29 600	0.000	1.000				
中层 × 2021.08 Midstory × 2021.08	-0.185	0.723	-0.256	0.798	0.071	0.792	0.090	0.928	-0.798	9 140	0.000	1.000	10.800	2 410 000	0.000	1.000	10.800	2 410 000	0.000	1.000				
地表 × 2021.08 Ground × 2021.08	3.198	0.549	5.821	0.001***	3.155	0.562	5.618	0.001***	-0.801	11 100	0.000	1.000	-8.360	2 400 000	0.000	1.000	-8.360	2 400 000	0.000	1.000				
中层 × 2021.09 Midstory × 2021.09	-0.928	604.000	-0.002	0.999	0.373	471.000	0.001	0.999	-1.530	16 600	0.000	1.000	5.720	3 550 000	0.000	1.000	5.720	3 550 000	0.000	1.000				
地表 × 2021.09 Ground × 2021.09	16.081	343.000	0.047	0.963	16.057	343.000	0.047	0.963	-0.381	15 800	0.000	1.000	-22.200	5 000 000	0.000	1.000	-22.200	5 000 000	0.000	1.000				
中层 × 2021.10 Midstory × 2021.10	-0.185	0.831	-0.223	0.824	0.255	0.872	0.292	0.770	-1.140	12 100	0.000	1.000	16.200	2 650 000	0.000	1.000	16.200	2 650 000	0.000	1.000				
地表 × 2021.10 Ground × 2021.10	3.164	0.622	5.085	0.001***	3.141	0.633	4.964	0.001***	-0.286	12 300	0.000	1.000	-4.290	2 660 000	0.000	1.000	-4.290	2 660 000	0.000	1.000				
中层 × 2021.11 Midstory × 2021.11	0.509	1.300	0.392	0.695	0.949	1.327	0.715	0.475	-1.226	12 400	0.000	1.000	-10.700	2 710 000	0.000	1.000	-10.700	2 710 000	0.000	1.000				
地表 × 2021.11 Ground × 2021.11	4.191	1.067	3.928	0.001***	4.160	1.073	3.876	0.001***	-0.589	13 200	0.000	1.000	0.213	30 100	0.000	1.000	0.213	30 100	0.000	1.000				
中层 × 2021.12 Midstory × 2021.12	-0.304	0.653	-0.466	0.641	0.255	0.771	0.330	0.741	-2.021	1.435	-1.409	0.159	12.500	2 810 000	0.000	1.000	12.500	2 810 000	0.000	1.000				

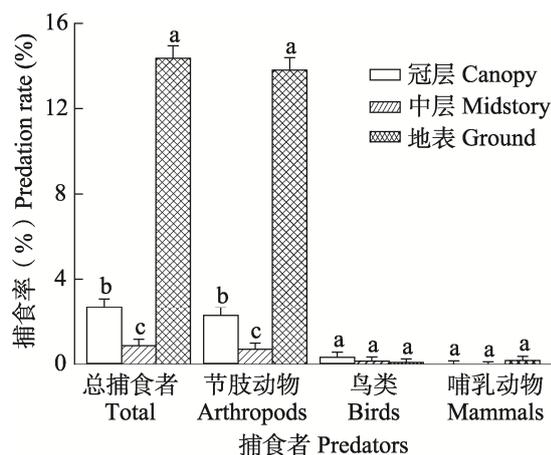


图5 茶园垂直分层中总捕食者、节肢动物、鸟类和哺乳动物的捕食率

Fig. 5 Predation rates by total predators, arthropods, birds, and mammals across vertical stratification in a tea plantation

图中数据为均值 + 标准误。柱上不同小写字母表示经 Tukey HSD 检验差异显著 ($P < 0.05$)。下同。

Data in the figure are presented as mean + SE. Different lowercase letters above bars indicate significant difference by Tukey HSD test ($P < 0.05$). The same below.

2.3 茶园垂直分层对天敌捕食压力季节性变化的影响

不同季节中,捕食性天敌在茶园中的捕食压力存在显著差异。季节变化对总捕食者 ($\chi^2 = 614.54$, $df = 3$, $P < 0.001$)与节肢动物 ($\chi^2 = 648.90$, $df = 3$, $P < 0.001$)的捕食压力均具有极显著影响,但对鸟类 ($\chi^2 = 0.48$, $df = 3$, $P = 0.924$)及哺乳动物 ($\chi^2 = 2.82$, $df = 3$, $P = 0.588$)的影响不显著(表 3)。总捕食者与节肢动物在夏季与秋季的捕食率显著高于春季 ($P < 0.001$)与冬季 ($P < 0.001$),在春季的捕食率显著高于冬季 ($P < 0.05$);同时,节肢动物在秋季的捕食率还显著高于夏季 ($P < 0.001$)。鸟类的捕食率在冬季最高,春、夏季次之,秋季最低,但差异均不显著 ($P > 0.05$)。哺乳动物在各季节间的捕食率无显著差异 ($P > 0.05$) (图 6)。

季节与垂直分层的交互作用对总捕食者 ($\chi^2 = 133.50$, $df = 6$, $P < 0.001$)与节肢动物 ($\chi^2 = 113.94$, $df = 6$, $P < 0.001$)的捕食压力影响极显著,但对鸟类 ($\chi^2 = 2.41$, $df = 6$, $P = 0.878$)及哺乳动物 ($\chi^2 = 0.01$, $df = 6$, $P = 1.000$)无显著

影响(表 3)。总捕食者与节肢动物在春、夏、秋、冬四季中,茶园地表的捕食率均显著高于茶树冠层与中层 ($P < 0.001$);同时,在春季与夏季茶树冠层的捕食率还显著高于茶树中层 ($P < 0.01$);冬季则茶树冠层的捕食率显著低于茶树中层 ($P < 0.05$);秋季茶树冠层与中层的捕食率差异不显著 ($P > 0.05$)。哺乳动物在春、冬季茶园地表的捕食率显著高于茶树冠层与中层 ($P < 0.05$);夏、秋季各分层间差异均不显著 ($P > 0.05$)。鸟类在冬季茶树中层与茶园地表的捕食率显著高于茶树冠层 ($P < 0.05$);其他季节不同垂直分层间的捕食率均无显著差异 ($P > 0.05$) (图 7)。

2.4 茶园垂直分层对天敌捕食压力时序动态的影响

捕食性天敌在茶园中的活跃程度随时间变化差异达显著水平。时间因素对总捕食者 ($\chi^2 = 1230.06$, $df = 17$, $P < 0.001$)与节肢动物 ($\chi^2 = 1286.01$, $df = 17$, $P < 0.001$)的捕食压力均具有极显著影响,但对鸟类 ($\chi^2 = 15.45$, $df = 17$, $P = 0.563$)及哺乳动物 ($\chi^2 = 4.36$, $df = 17$, $P = 0.999$)的影响不显著(表 2)。总捕食者与节肢动物的捕食率均随时间呈明显波动。2021 年 1 月至 2022 年 2 月期间,二者捕食率均呈先上升后下降的趋势,于 2021 年 9 月达到峰值,均显著高于其他时期;2022 年 2 月降至最低,低于其他时间;之后捕食率再度回升,均在 2022 年 5 月捕食率达到一个次高峰(图 8: A, B)。鸟类捕食率在 2022 年 4 月较高,而在 2021 年 8-11 月及 2022 年 2 月较低(图 8: C)。哺乳动物在各时间点的捕食率差异均不显著 ($P = 0.999$; 图 8: D)。

时间与茶园垂直分层的交互作用对总捕食者 ($\chi^2 = 426.40$, $df = 34$, $P < 0.001$)与节肢动物 ($\chi^2 = 387.28$, $df = 34$, $P < 0.001$)的捕食压力均具有极显著影响,但对鸟类 ($\chi^2 = 13.20$, $df = 34$, $P = 0.999$)及哺乳动物 ($\chi^2 = 0.36$, $df = 34$, $P = 1.000$)的影响不显著(表 2)。2021 年 1 月至 2022 年 1 月期间,总捕食者与节肢动物在茶

表 3 垂直分层、季节及其交互作用对总捕食者、节肢动物、鸟类和哺乳动物捕食压力的预测模型拟合结果
 Table 3 Fitted model predictions of the effects of vertical stratification, season, and their interaction on the predation pressure by total predators, arthropods, birds, and mammals

解释变量 Explanatory variable	总捕食者 Total predators			节肢动物 Arthropods			鸟类 Birds			哺乳动物 Mammals						
	估计值 Estimate	标准误 SE	Z 值 Z-value	P 值 P-value	估计值 Estimate	标准误 SE	Z 值 Z-value	P 值 P-value	估计值 Estimate	标准误 SE	Z 值 Z-value	P 值 P-value				
垂直分层 Vertical stratification																
中层 Midstory	- 0.134	0.366	- 0.367	0.714	0.320	0.456	0.702	0.483	- 0.983	0.678	- 1.451	0.147	- 8.504	498.700	0.000	1.000
地表 Ground	2.172	0.263	8.251	0.001***	2.820	0.353	7.979	0.001***	- 1.389	0.791	- 1.756	0.080	19.120	7.098	0.003	0.998
季节 Season																
春季 Spring	1.667	0.269	6.187	0.001***	2.161	0.361	5.984	0.001***	- 0.380	0.541	- 0.702	0.483	18.340	7.098	0.003	0.998
夏季 Summer	1.770	0.271	6.531	0.001***	2.404	0.360	6.675	0.001***	- 0.917	0.678	- 1.354	0.176	17.800	7.098	0.003	0.998
秋季 Autumn	- 0.831	0.504	- 1.645	0.100	- 0.134	0.548	- 0.244	0.807	- 27.450	380.900	0.000	1.000	- 0.006	11.020	0.000	1.000
垂直分层 × 季节 Vertical stratification × Season																
中层 × 春季 Midstory × Spring	- 1.024	0.423	- 2.418	0.016*	- 1.651	0.523	- 3.156	0.002**	0.983	0.891	1.104	0.270	- 18.160	662.800	0.000	1.000
中层 × 夏季 Midstory × Summer	- 1.947	0.486	- 4.002	0.001***	- 2.434	0.568	- 4.281	0.001***	- 35.310	1.456.000	0.000	1.000	- 17.140	621.500	0.000	1.000
中层 × 秋季 Midstory × Autumn	0.317	0.703	0.451	0.652	- 0.137	0.733	- 0.187	0.852	1.570	475.200	0.000	1.000	- 5.206	1.740.000	0.000	1.000
地表 × 春季 Ground × Spring	- 0.734	0.289	- 2.538	0.011*	- 1.305	0.377	- 3.462	0.001***	- 28.150	1.061.000	0.000	1.000	- 17.870	7.098	- 0.003	0.998
地表 × 夏季 Ground × Summer	0.187	0.288	0.648	0.517	- 0.443	0.374	- 1.184	0.237	1.389	1.137	1.221	0.222	- 18.020	7.098	- 0.003	0.998
地表 × 秋季 Ground × Autumn	3.079	0.514	5.982	0.001***	2.428	0.557	4.353	0.001***	- 2.718	1.710.000	0.000	1.000	- 1.045	11.020	0.000	1.000

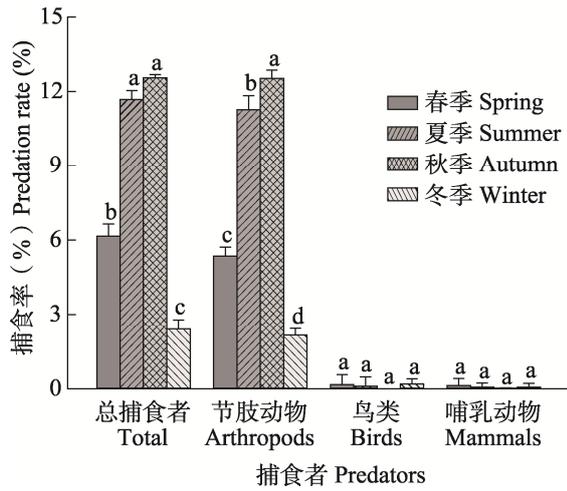


图 6 不同季节茶园中总捕食者、节肢动物、鸟类与哺乳动物的捕食率

Fig. 6 Predation rates of total predators, arthropods, birds, and mammals across different seasons in a tea plantation

园地表的捕食率持续显著高于茶树冠层与中层 ($P < 0.01$); 2022 年 5 月, 茶树冠层与茶园地表的捕食率均显著高于茶树中层 ($P < 0.05$); 2022 年 2-4 月及 6 月各垂直分层间的捕食率无显著差异 ($P = 0.643$; 图 9: A, B)。鸟类在 2021 年 1、3 月及 2022 年 1、3-6 月期间, 茶树冠层的捕食率均显著高于茶树中层与茶园地表 ($P < 0.05$); 2021 年 4、5 与 12 月, 茶树冠层与中层的捕食率均显著高于茶园地表 ($P < 0.05$); 2021 年 6 月, 茶树冠层与茶园地表的捕食率均显著高于茶树中层 ($P < 0.05$); 而在 2021 年 2、7-11 月及 2022 年 2 月, 各分层间无显著差异 ($P = 0.853$; 图 9: C)。哺乳动物在 2021 年 1-7 与 11 月及 2022 年 1、4 与 6 月期间, 茶园地表的捕食率均显著高于茶树冠层

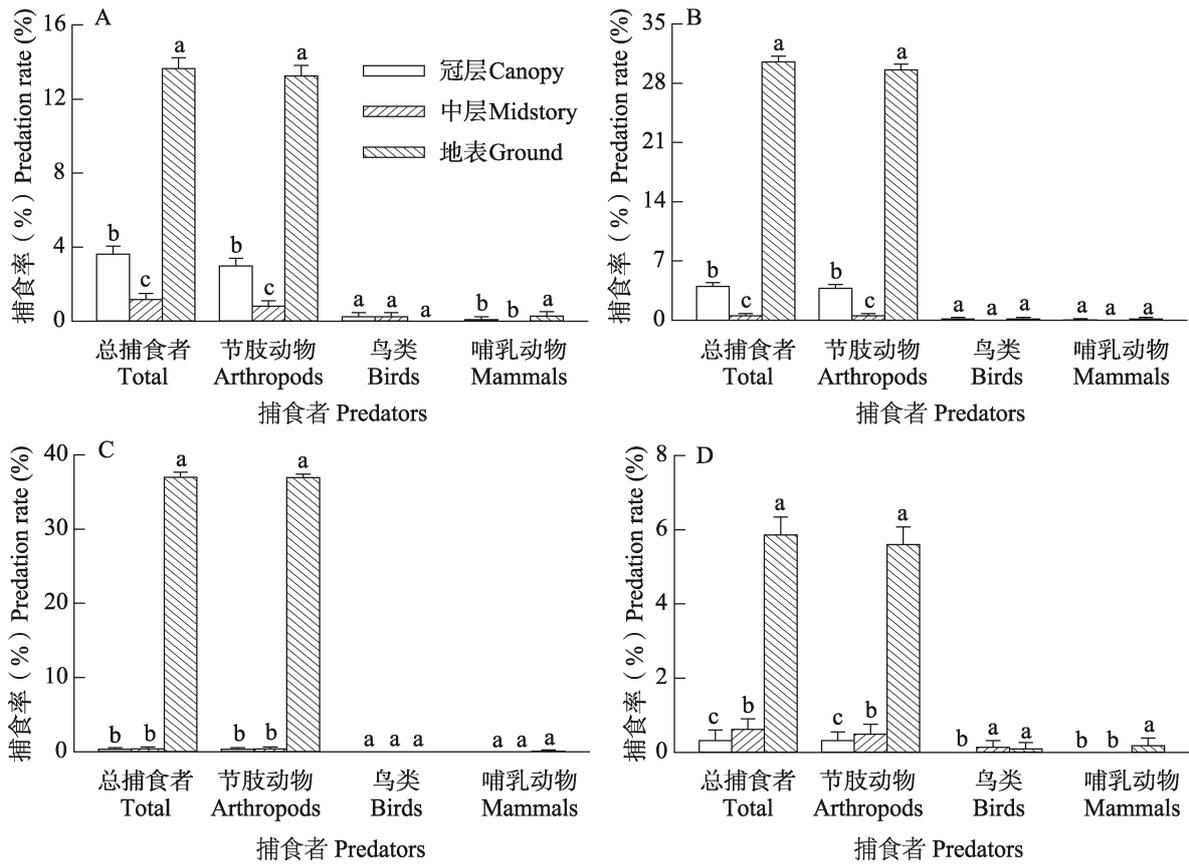


图 7 不同季节茶园垂直分层中总捕食者、节肢动物、鸟类与哺乳动物的捕食率

Fig. 7 Predation rates of total predators, arthropods, birds, and mammals across vertical stratification in different seasons in a tea plantation

A. 春季; B. 夏季; C. 秋季; D. 冬季。
A. Spring; B. Summer; C. Autumn; D. Winter.

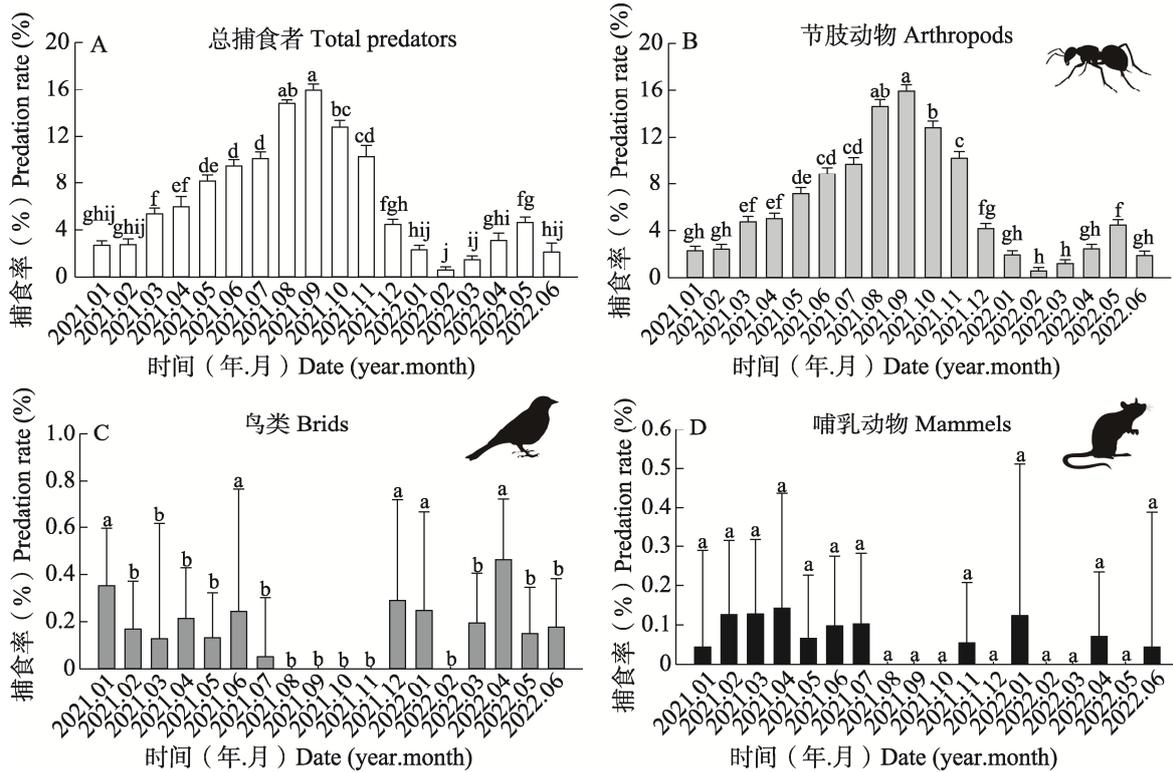


图 8 2021 年 1 月至 2022 年 6 月总捕食者 (A)、节肢动物 (B)、鸟类 (C) 与哺乳动物 (D) 捕食率的时间动态

Fig. 8 Temporal dynamics of predation rates for total predators (A), arthropods (B), birds (C), and mammals (D) from January 2021 to June 2022

与中层；在整个试验期间，茶树冠层与中层的捕食率差异均不显著 ($P = 1.000$ ；图 9：D)。

3 讨论

栖息地内资源的空间分布是影响捕食压力垂直格局的关键生态因子 (Aikens *et al.*, 2013; Lapinski and Tschapka, 2018)。Ferrante 等 (2017) 在玉米地中发现，地表的总捕食压力显著高于冠层；Matevski 等 (2021) 同样报道了温带森林中节肢动物与哺乳动物在地表的捕食压力显著高于林下层。本研究也证实，茶园中总捕食者与节肢动物在地表的捕食率显著高于冠层与中层，这一结果可能源于不同捕食者类群在垂直空间中的行为偏好差异 (Loiselle and Farji-Brener, 2002)。茶树冠层与中层的结构复杂性较高，可能限制捕食者活动、降低资源可利用性并增加生存风险；而在茶园地表杂草层可为节肢动物及小型哺乳动物提供越冬越夏场所与食物资源 (Martínez-Núñez *et al.*, 2021)，从而提升了地表

层的捕食强度。鸟类、哺乳动物及部分节肢动物主要依靠视觉线索捕食。Sam 等 (2015) 指出视觉捕食型鸟类是热带雨林冠层与中层的主要天敌；Matevski 等 (2021) 则发现鸟类在林下层的捕食压力显著高于地表。本研究也观察到鸟类在茶树冠层的捕食率显著高于茶树中层与茶园地表，这可能与冠层视野开阔、利于害虫发现有关 (Seifert *et al.*, 2016)。哺乳动物在三个垂直分层间的捕食率差异均不显著，这可能反映其对鳞翅目害虫的捕食偏好较低，转而依赖其他食物资源 (Rega-Brodsky *et al.*, 2023)。

时间与季节变化同样显著调控天敌捕食压力，该过程受捕食者发育阶段等生物学特性及温度、光照、降水等环境因子的共同影响 (Anttonen *et al.*, 2023; 杨静等, 2024)。本研究中，总捕食者与节肢动物的捕食率在时间与季节尺度上均呈现显著差异，整体表现为先升后降再回升的动态格局。与 Molleman 等 (2016) 结果不同，Tiede 等 (2017) 在热带雨林中观测到总捕食率在 3-5

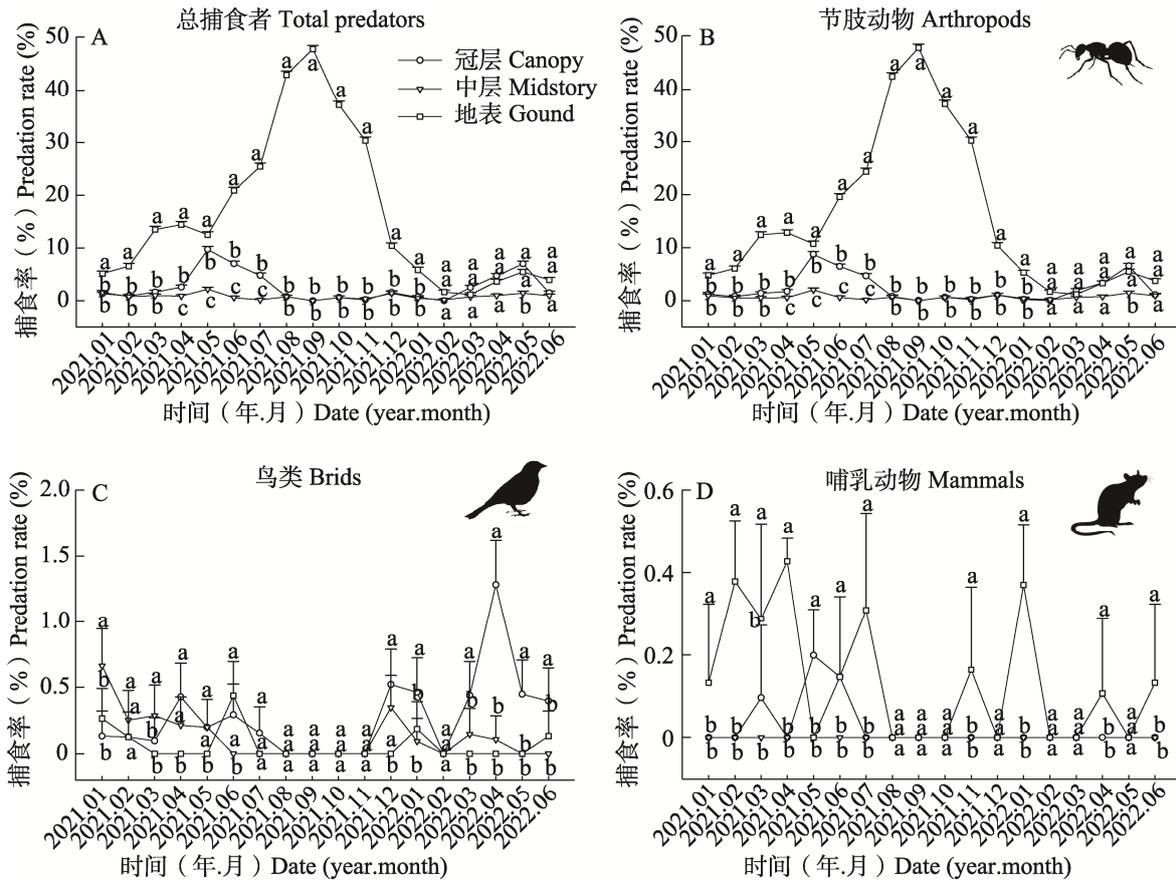


图9 2021年1月至2022年6月茶园垂直分层中总捕食者(A)、节肢动物(B)、鸟类(C)与哺乳动物(D)捕食率的时序动态

Fig. 9 Temporal dynamics of predation rates for total predators (A), arthropods (B), birds (C), and mammals (D) across vertical stratification from January 2021 to June 2022 in a tea plantation

与8-11月较高、6-7月较低,可能与雨季促进植物-害虫-天敌系统的生长发育与繁殖有关。研究表明,温带茶园总捕食率在6-8与9-11月较高,在3-5与12月至翌年2月较低,并于9月达到峰值。福州地区夏秋季(6-11月)高温多雨,为茶树生长旺季,同时也促进了灰茶尺蠖 *Ectropis grisescens*、茶尺蠖 *Ectropis obliqua*、茶毛虫 *Euproctis pseudoconspersa* 等鳞翅目害虫的发生(张汉鹄和谭济才, 2004; 谢小群等, 2023)。害虫种群的增长可提升天敌多样性及其捕食压力(Sacco-Martret de Prévaille *et al.*, 2024)。温度作为影响变温动物(尤其是节肢动物)生存、发育与繁殖的关键因子,间接调节其捕食行为(Karban *et al.*, 2015)。2021年1月至2022年6月期间,温度的季节性波动显著影响了节肢动物的生活史进程,进而驱动其捕食率呈现出明显的

季节与时相变化。本研究中,鸟类在2021与2022年的1-6月表现出较频繁的捕食活动。Imboma等(2020a)在福建茶园的研究也指出,鸟类丰度在春季与夏季较高、秋季较低,峰值常出现于春季,可能与鸟类繁殖周期及迁徙行为相关(Mappes *et al.*, 2014)。因此,建议将主要农事活动安排在春、冬季进行,以增强天敌的控害功能。鉴于春季鸟类丰度较高,冬季更适宜开展施肥、除草等对茶树冠层与中层捕食活动干扰较小的管理措施,从而更有效地利用天敌提供的生态系统服务。

不同捕食者类群的捕食率也受到生境或微生物境条件的影响(叶火香等, 2016)。本研究中,绝大多数季节或时间段内,节肢动物与哺乳动物在茶园地表的捕食率均显著高于茶树冠层与中层。该结果与Magagnoli等(2018)在豌豆与大

麦田中的发现一致,即地表人工猎物的被攻击率均显著高于叶面猎物。这种差异可能源于垂直层次间资源分布的不均匀性及微生境稳定性的差异(季小明等,2011)。茶园地表通常拥有更为丰富的捕食性天敌资源,既包括地表活动的天敌,也有来自茶树与土壤的捕食者在此栖息或觅食;同时,茶园地表微气候相对稳定,受季节与时间变化的影响较小(Aikens *et al.*, 2013; 梁周瑞, 2020)。相比之下,茶树冠层与中层的天敌捕食率更易受季节与时间变动的影 响(叶火香等, 2016)。

本试验中,春季(2021年3-5月)与夏季(2021年6-8月)节肢动物在茶树冠层的捕食率显著高于中层,而冬季(2021年12月-2022年2月)在茶树中层较高。该差异可能与茶园鳞翅目害虫的发生动态有关(谢小群等,2023)。通常,茶园鳞翅目害虫于冬末(2月中下旬)开始羽化成虫,此后每隔1-2个月发生一代。幼虫偏好取食茶树冠层嫩梢,因此从春季至越冬前,冠层害虫的多度与丰度均高于中层,天敌也相应更频繁在茶树冠层捕食(张汉鹄和谭济才,2004)。进入越冬期后,相对郁闭的茶树中层可调节微气候,更适宜天敌与害虫越冬,例如茶毛虫常以卵块形态在茶树中下部老叶背面越冬(肖强,2018),而灰茶尺蠖与茶尺蠖则以蛹在茶园表土中越冬(葛超美等,2016; 谢小群等,2023)。暴露的茶树冠层则缺乏此类适宜条件(刘梦圆等,2023)。鸟类与哺乳动物的捕食率整体较低,可能与其广食性及捕食偏好有关。Tschumi等(2018)发现,农业景观中的脊椎动物可消耗64%的作物种子与38%的杂草种子,同时对动物性猎物也有显著捕食贡献,其中对有益动物与害虫的捕食率分别约占41%与36%。尽管对害虫的直接捕食率较低,鸟类与哺乳动物在害虫防控中仍具有重要作用,因为其捕食行为通常更为迅速、致命,且个体食量远大于无脊椎天敌(如蚂蚁)(Post and Götmark, 2006)。

人工猎物法已被证实是评估天敌捕食压力的有效手段(Lövei and Ferrante, 2017)。Imboma等(2020b)在福建茶园中研究边缘效应时,测

得天敌捕食率为19.2%-24.1%;Ferrante等(2024)报道,邻近树篱旁的麦田总捕食率为33.7%,而具草地边缘的传统麦田为17.7%。本研究中,夏秋两季(2021年6-11月)茶园地表的捕食率为34.11%,与其他温带地区结果一致。然而,全年总捕食率仅为5.85%,主要因春、冬季茶园捕食率较低,尤其是冬季显著拉低整体水平。此外,本研究在2021年1月至2022年6月期间每月进行15-31d的连续观测,虽有助于减少样本遗失,但长期高频次试验可能对天敌行为产生人为干扰(Pan *et al.*, 2021; Barrone *et al.*, 2023)。过长的暴露时间还可能导致鸟类与哺乳动物“学习”回避人工猎物,从而进一步降低捕食率(Zvereva and Kozlov, 2023)。不过,鸟类在2021年1-7月及2022年1-6月各月份间的捕食率差异均不显著,可能与雏鸟或新迁入个体的补充有关(Zvereva and Kozlov, 2021)。

本研究中,节肢动物贡献了95.94%的捕食事件,其捕食动态主导了总捕食压力的变化格局,这与Schwab等(2021)与Ferrante等(2024)的发现一致。茶园定期除草虽有利于茶树生长,但可能削弱生物控害能力,因为许多节肢动物依赖地表杂草作为栖息生境,该结果与Lei等(2022)相符。Philpott和Armbrecht(2006)指出,蚂蚁在橄榄园中是重要天敌,林下种植可可或咖啡可提升蚂蚁多样性,而清除草本植物则导致多样性下降(Rey *et al.*, 2019)。因此,人工除草可能对地表天敌的生存与捕食产生不利影响(夏国军,1997)。鸟类与哺乳动物在总捕食事件中占比极低,可能与其广食性、高活动性及周边环境有关。茶园周边种植较多果树,且邻近学校、居民区等人为设施,这些环境可能为其提供更优质的食物资源,从而降低对茶园害虫的捕食压力(Kurucz *et al.*, 2021)。同时,高密度的人为干扰也对鸟类与哺乳动物群落多样性产生负面影响(Ferrante *et al.*, 2014; Hansen *et al.*, 2024)。

综上,未来研究可在以下方面进一步深化:第一,人工猎物法虽可用于捕食率评估,但建议开展与真实猎物的对比试验,以提升结果的可信度与方法有效性(Zvereva and Kozlov, 2023)。第

二, 通过量化不同垂直分层的捕食率, 可为确定茶树修剪高度与种植密度提供依据, 适度保留地表植被有助于增强茶园的生态调控功能 (Imboma *et al.*, 2020b)。本研究发现少数人工猎物上存在多种咬痕, 且同类咬痕出现于不同层次, 后续可结合红外相机监测 (Akcali *et al.*, 2019) 或 eDNA 技术 (Röbner *et al.*, 2020) 实现更精确的捕食者鉴定与动态解析。第三, 基于不同季节与时间的捕食率监测结果, 可科学规划茶园农事操作 (如除草、施肥、施药、修剪及采摘) 的最佳时机, 推动茶园管理向生态优化与精细化方向发展。

参考文献 (References)

- Ai HM, Zhao SX, 1999. Niches of tea caterpillar (*Euproctis pseudoconspersa*) and its natural enemies. *Journal of Fujian Agricultural University*, 28(3): 325–329. [艾洪木, 赵士熙, 1999. 茶毛虫及其天敌的生态位. 福建农业大学学报, 28(3): 325–329.]
- Aikens KR, Timms LL, Buddle CM, 2013. Vertical heterogeneity in predation pressure in a temperate forest canopy. *Peer J*, 1: e138.
- Akcali CK, Pérez-Mendoza HA, Salazar-Valenzuela D, Kikuchi DW, Guayasamin JM, Pfennig DW, 2019. Evaluating the utility of camera traps in field studies of predation. *Peer J*, 7: e6487.
- Anttonen P, Perles-Garcia M, Kunz M, von Oheimb G, Li Y, Bruelheide H, Ma KP, Zhu CD, Schuldt A, 2023. Predation pressure by arthropods, birds, and rodents is interactively shaped by tree species richness, vegetation structure, and season. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 11: 1199670.
- Barrone J, Vidal MC, Stevenson R, 2023. Sphingid caterpillars conspicuous patches do not function as distractive marks or warning against predators. *Ecology and Evolution*, 13(7): e10334.
- Birkhofer K, Bylund H, Dalin P, Ferlian O, Gagic V, Hambäck PA, Klapwijk M, Mestre L, Roubinet E, Schroeder M, Stenberg JA, Porcel M, Björkman C, Jonsson M, 2017. Methods to identify the prey of invertebrate predators in terrestrial field studies. *Ecology and Evolution*, 7(6): 1942–1953.
- Bommarco R, Kleijn D, Potts SG, 2013. Ecological intensification: Harnessing ecosystem services for food security. *Trends in Ecology and Evolution*, 28(4): 230–238.
- Chen, ZM, Luo ZX, 2025. Management of insect pests on tea plantations: Safety, sustainability, and efficiency. *Annual Review of Entomology*, 70: 359–377.
- Ferrante M, Barone G, Kiss M, Bozóné-Borbáth E, Lövei GL, 2017. Ground-level predation on artificial caterpillars indicates no enemy-free time for lepidopteran larvae. *Community Ecology*, 18(3): 280–286.
- Ferrante M, Lo Cacciato A, Lövei GL, 2014. Quantifying predation pressure along an urbanisation gradient in Denmark using artificial caterpillars. *European Journal of Entomology*, 111(5): 649–654.
- Ferrante M, Schulze M, Westphal C, 2024. Hedgerows can increase predation rates in wheat fields in homogeneous agricultural landscapes. *Journal of Environmental Management*, 349: 119498.
- Frey D, Vega K, Zellweger F, Ghazoul J, Hansen D, Moretti M, 2018. Predation risk shaped by habitat and landscape complexity in urban environments. *Journal of Applied Ecology*, 55(5): 2343–2353.
- Ge CM, Yin KS, Tang MJ, Xiao Q, 2016. Biological characteristics of *Ectropis griseescens* Warren. *Acta Agriculturae Zhejiangensis*, 28(3): 464–468. [葛超美, 殷坤山, 唐美君, 肖强, 2016. 灰茶尺蠖的生物学特性. 浙江农业学报, 28(3): 464–468.]
- Gossner MM, Petermann JS, 2022. Vertical stratification of insect species developing in water-filled tree holes. *Frontiers in Forests and Global Change*, 4: 816570.
- Gunnarsson B, Wallin J, Klingberg J, 2018. Predation by avian insectivores on caterpillars is linked to leaf damage on oak (*Quercus robur*). *Oecologia*, 188(3): 733–741.
- Hansen CP, Kays R, Millsbaugh JJ, 2024. From backyard to backcountry: Changes in mammal communities across an urbanization gradient. *Journal of Mammalogy*, 105(1): 175–191.
- Howe AG, Lövei GL, Nachman G, 2009. Dummy caterpillars as a simple method to assess predation rates on invertebrates in a tropical agroecosystem. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 131(3): 325–329.
- Imboma TS, Ferrante M, You MS, You SJ, Lövei GL, 2020a. Diversity of bird communities in tea (*Camellia sinensis*) plantations in Fujian province, south-eastern China. *Diversity*, 12(12): 457.
- Imboma TS, Gao DP, You MS, You SJ, Lövei GL, 2020b. Predation pressure in tea (*Camellia sinensis*) plantations in southeastern China measured by the sentinel prey method. *Insects*, 11(4): 212.
- Irschick DJ, Reznick D, 2009. Field Experiments, Introductions, and Experimental Evolution: A Review and Practical Guide. Oakland: California: University of California Press. 173–193.
- Ji XM, Wang MX, Jiang LR, Han BY, 2011. Similarity and disparity of arthropod community compositions among ten tea-intercropping plantations with different species of fruits in the Dongtingshan Mountains, Taihu Lake. *Chinese Journal of Applied Entomology*,

- 48(5): 1471–1478. [季小明, 王梦馨, 江丽容, 韩宝瑜, 2011. 太湖洞庭山十种茶果间作茶园节肢动物群落组成的异同性. 应用昆虫学报, 48(5): 1471–1478.]
- Karban R, Grof-Tisza P, McMunn M, Kharouba H, Huntzinger M, 2015. Caterpillars escape predation in habitat and thermal refuges. *Ecological Entomology*, 40(6): 725–731.
- Kehoe L, Romero-Muñoz A, Polaina E, Estes L, Krefl H, Kuemmerle T, 2017. Biodiversity at risk under future cropland expansion and intensification. *Nature Ecology and Evolution*, 1(8): 1129–1135.
- Kurucz K, Purger JJ, Batáry P, 2021. Urbanization shapes bird communities and nest survival, but not their food quantity. *Global Ecology and Conservation*, 26: e01475.
- Lapinski W, Tschapka M, 2018. Vertical distribution of wandering spiders in central America. *The Journal of Arachnology*, 46(1): 13–20.
- Lei XG, Wang T, Yang B, Duan Y, Zhou L, Zou ZW, Ma YC, Zhu XJ, Fang WP, 2022. Progress and perspective on intercropping patterns in tea plantations. *Beverage Plant Research*, 2(1): 1–10.
- Liang ZR, 2020. Effects of cover crops on main natural enemies on the ground surface of tea plantations. Master dissertation. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University. [梁周瑞, 2020. 间作不同绿肥植物对茶园地表主要天敌类群的影响. 硕士学位论文. 福州: 福建农林大学.]
- Liu FF, Ke SB, Wang JP, Bi SD, Zou YD, Zhou XZ, Dang FH, Xu JF, Yu K, Zhao XJ, 2015. Blocked quadrat variance analysis for spatial relation of *Ectropis oblique hypulina* larva and spider natural enemies. *Journal of Zhejiang University (Agriculture and Life Sciences)*, 41(2): 133–146. [刘飞飞, 柯胜兵, 王建盼, 毕守东, 邹运鼎, 周夏芝, 党凤花, 徐劲峰, 禹坤, 赵学娟, 2015. 蜘蛛类天敌与茶尺蠖幼虫空间关系的聚块样方方差分析. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 41(2): 133–146.]
- Liu MY, Wang FD, Zhao YJ, Liu YN, Kang ZW, Xu YY, Chen ZZ, 2023. Study on overwintering stage and spatial distribution pattern of *Aleurocanthus spiniferus* in tea plantation. *Journal of Environmental Entomology*, 45(1): 73–82. [刘梦圆, 王枫荻, 赵亚津, 刘亚男, 康志伟, 许永玉, 陈珍珍, 2023. 茶园黑刺粉虱越冬虫态及空间分布型研究. 环境昆虫学报, 45(1): 73–82.]
- Liu YN, Liu MY, Huang LY, Kang ZW, Xu YY, Chen ZZ, 2022. Analysis of diversity and temporal patterns of the insect communities in tea gardens. *Journal of Tea Science*, 42(1): 109–119. [刘亚男, 刘梦圆, 黄丽蕴, 康志伟, 许永玉, 陈珍珍, 2022. 茶园昆虫群落多样性和时间格局分析. 茶叶科学, 42(1): 109–119.]
- Loiselle BA, Farji-Brener AG, 2002. What's up? An experimental comparison of predation levels between canopy and understory in a tropical wet forest. *Biotropica*, 34(2): 327–330.
- Lövei GL, Ferrante M, 2017. A review of the sentinel prey method as a way of quantifying invertebrate predation under field conditions. *Insect Science*, 24(4): 528–542.
- Low PA, Sam K, McArthur C, Posa MRC, Hochuli DF, 2014. Determining predator identity from attack marks left in model caterpillars: Guidelines for best practice. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 152(2): 120–126.
- 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.]
- Magagnoli S, Masetti A, Depalo L, Sommaggio D, Campanelli G, Leteo F, Lövei GL, Burgio G, 2018. Cover crop termination techniques affect ground predation within an organic vegetable rotation system: A test with artificial caterpillars. *Biological Control*, 117: 109–114.
- Mappes J, Kokko H, Ojala K, Lindström L, 2014. Seasonal changes in predator community switch the direction of selection for prey defences. *Nature Communications*, 5: 5016.
- Martínez-Núñez C, Rey PJ, Salido T, Manzaneda AJ, Camacho FM, Isla J, 2021. Ant community potential for pest control in olive groves: Management and landscape effects. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 305: 107185.
- Matevski D, Glatthorn J, Kriegl P, Schuldt A, 2021. Non-native douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*) promotes sentinel prey attack rates in central European forests. *Forest Ecology and Management*, 489: 119099.
- Mei Y, Liang X, 2024. Analysis of China's tea production, sales, import and export situation in 2023. *China Tea*, 46(4): 18–26. [梅宇, 梁晓, 2024. 2023 年我国茶叶产销及进出口形势分析. 中国茶叶, 46(4): 18–26.]
- Molleman F, Rimmel T, Sam K, 2016. Phenology of predation on insects in a tropical forest: Temporal variation in attack rate on dummy caterpillars. *Biotropica*, 48(2): 229–236.
- Nobilly F, Atikah SN, Yahya MS, Jusoh S, Maxwell TMR, Norhisham AR, Tohiran KA, Zulkifli R, Azhar B, 2023. Do silvopastoral management practices affect biological pest control in oil palm plantations? *BioControl*, 68(4): 411–424.
- Ocampo-Ariza C, Vansynghel J, Bertleff D, Maas B, Schumacher N, Ulloque-Samatelo C, Yovera FF, Thomas E, Steffan-Dewenter I,

- Tscharntke T, 2023. Birds and bats enhance cacao yield despite suppressing arthropod mesopredation. *Ecological Applications*, 33(5): e2886.
- Oliveira HKLG, Miranda PN, Ortega JCG, Morato EF, 2024. Vertical stratification of solitary bees and wasps in an urban forest from the Brazilian Amazon. *Neotropical Entomology*, 53(3): 552–567.
- Ouyang F, Zhao ZH, Ge F, 2013. Insect ecological services. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 50(2): 305–310. [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.]
- Pan X, Mizuno T, Ito K, Ohsugi T, Nishimichi S, Nomiya R, Ohno M, Yamawo A, Nakamura A, 2021. Assessing temporal dynamics of predation and effectiveness of caterpillar visual defense using sawfly larval color and resting posture as a model. *Insect Science*, 28(6): 1800–1815.
- Philpott SM, Armbrrecht I, 2006. Biodiversity in tropical agroforests and the ecological role of ants and ant diversity in predatory function. *Ecological Entomology*, 31(4): 369–377.
- Post P, Götmark F, 2006. Seasonal changes in Sparrowhawk (*Accipiter nisus*) predation: Prey vulnerability in relation to visibility in hunting habitats and prey behaviour. *Ardea*, 94(1): 77–86.
- Ratnadass A, Fernandes P, Avelino J, Habib R, 2012. Plant species diversity for sustainable management of crop pests and diseases in agroecosystems: A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 32(1): 273–303.
- Rega-Brodsky CC, Weiss KCB, Green AM, Iannarilli F, Tleimat J, Fritts S, Herrera DJ, Fisher-Reid MC, Compton JA, Lafferty DJR, Allen ML, 2023. Mammalian functional diversity and trait responses to anthropogenic and environmental factors across the contiguous USA. *Urban Ecosystems*, 26(2): 309–322.
- Rey PJ, Manzaneda AJ, Valera F, Alcántara JM, Tarifa R, Isla J, Molina-Pardo JL, Calvo G, Salido T, Gutiérrez JE, Ruiz C, 2019. Landscape-moderated biodiversity effects of ground herb cover in olive groves: Implications for regional biodiversity conservation. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 277: 61–73.
- Richards LA, Coley PD, 2007. Seasonal and habitat differences affect the impact of food and predation on herbivores: A comparison between gaps and understory of a tropical forest. *Oikos*, 116(1): 31–40.
- Roslin T, Hardwick B, Novotny V, Petry WK, Andrew NR, Asmus A, Barrio IC, Basset Y, Boesing AL, Bonebrake TC, Cameron EK, Dáttilo W, Donoso DA, Drozd P, Gray CL, Hik DS, Hill SJ, Hopkins T, Huang SY, Koane B, Laird-Hopkins B, Laukkanen L, Lewis OT, Milne S, Mwesige I, Nakamura A, Nell CS, Nichols E, Prokurat A, Sam K, Schmidt NM, Slade A, Slade V, Suchanková A, Teder T, van Nouhuys S, Vandvik V, Weissflog A, Zhukovich V, Slade EM, 2017. Higher predation risk for insect prey at low latitudes and elevations. *Science*, 356(6339): 742–744.
- Röbber DC, Lötters S, Veith M, Fugmann M, Peters C, Künzel S, Krehenwinkel H, 2020. An amplicon sequencing protocol for attacker identification from DNA traces left on artificial prey. *Methods in Ecology and Evolution*, 11(10): 1338–1347.
- Röbber DC, Pröhl H, Lötters S, 2018. The future of clay model studies. *BMC Zoology*, 3(1): 6.
- Sacco-Martret de Préville A, Staudacher K, Traugott M, Bohan DA, Plantegenest M, Canard E, 2024. Prey switching and natural pest control potential of carabid communities over the winter wheat cropping season. *Insects*, 15(8): 610.
- Sam K, Rimmel T, Molleman F, 2015. Material affects attack rates on dummy caterpillars in tropical forest where arthropod predators dominate: An experiment using clay and dough dummies with green colourants on various plant species. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 157(3): 317–324.
- Schwab D, Wurz A, Grass I, Rakotomalala AANA, Osen K, Soazafy MR, Martin DA, Tscharntke T, 2021. Decreasing predation rates and shifting predator compositions along a land-use gradient in Madagascar's *Vanilla* landscapes. *Journal of Applied Ecology*, 58(2): 360–371.
- Seifert CL, Schulze CH, Dreschke TCT, Frötscher H, Fiedler K, 2016. Day vs. night predation on artificial caterpillars in primary rainforest habitats—an experimental approach. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 158(1): 54–59.
- Song XY, Qian GJ, Zhang SP, Yu Y, Li S, Bi SD, Zhou XZ, Zou YD, 2020. Relationship between the quantity, time, and space of three pests and their predatory natural enemies in Baihaozao tea garden. *Acta Ecologica Sinica*, 40(3): 1004–1014. [宋学雨, 钱广晶, 张书平, 余燕, 李尚, 毕守东, 周夏芝, 邹运鼎, 2020. 白毫早茶园 3 种害虫与其捕食性天敌的数量、时间和空间关系. *生态学报*, 40(3): 1004–1014.]
- Tiede Y, Schlautmann J, Donoso DA, Wallis CIB, Bendix J, Brandl R, Farwig N, 2017. Ants as indicators of environmental change and ecosystem processes. *Ecological Indicators*, 83: 527–537.
- Tschumi M, Ekroos J, Hjort C, Smith HG, Birkhofer K, 2018. Predation-mediated ecosystem services and disservices in agricultural landscapes. *Ecological Applications*, 28(8): 2109–2118.
- Witwicka A, Frydryszak D, Antoń A, Czarnoleski M, 2019. Effects of habitat, leaf damage and leaf rolling on the predation risk of

- caterpillars in the tropical rain forest of Borneo. *Journal of Tropical Ecology*, 35(5): 251–253.
- Wu XM, Xu Y, Cheng HH, Chen SY, Zhou XZ, Zou YD, Bi SD, 2023. Spatial and quantitative relationships between *Ectropis obliqua hypulina* and their natural enemy of spiders in 6 tea gardens. *Acta Agriculturae Zhejiangensis*, 35(6): 1349–1359. [吴筱萌, 徐悦, 程鸿浩, 陈诗燕, 周夏芝, 邹运鼎, 毕守东, 2023. 六种茶园茶尺蠖与其蜘蛛类天敌的空间和数量关系. *浙江农业学报*, 35(6): 1349–1359.]
- Xia GJ, 1997. The value of weeds. *Journal of Biology*, 14(1): 30–31. [夏国军, 1997. 杂草的利用价值. *生物学杂志*, 14(1): 30–31.]
- Xiao Q, 2018. Swarms of *Euproctis pseudoconsersa*. *China Tea*, 40(7): 16–17. [肖强, 2018. 成群结队的茶毛虫. *中国茶叶*, 40(7): 16–17.]
- Xie XQ, He WX, Yang PX, Li YS, Cai HL, Peng H, Peng YF, Li WJ, 2023. Study on occurrence characteristics and prediction model of *Ectropis griseescens* in tea area of central Jiangxi Province. *Acta Agriculturae Jiangxi*, 35(8): 93–99. [谢小群, 贺望兴, 杨普香, 李延升, 蔡海兰, 彭华, 彭玉辅, 李文金, 2023. 赣中茶区灰茶尺蠖发生动态规律及预测模型研究. *江西农业学报*, 35(8): 93–99.]
- Yang J, Fu ZL, Xu HX, Li DC, Lin Y, Qi H, Lei W, 2024. Temporal dynamics of a carabid beetle community, and the effects of climatic factors, in the subalpine forests of southern Gansu. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 61(1): 188–196. [杨静, 付作霖, 徐红霞, 李丹春, 林媛, 齐昊, 雷炜, 2024. 甘南亚高山区步甲科昆虫群落的时序动态及与环境因子的关系. *应用昆虫学报*, 61(1): 188–196.]
- Ye HX, Han SJ, Han BY, 2016. The composition of arthropod communities in four types of tea plantations with different planting patterns. *Journal of Plant Protection*, 43(3): 377–383. [叶火香, 韩善捷, 韩宝瑜, 2016. 四种不同种植模式茶园节肢动物的群落组成. *植物保护学报*, 43(3): 377–383.]
- Zhang HH, Tan JC, 2004. Chinese Tea Tree Pests and Their Pollution-Free Management. Hefei: Anhui Science and Technology Press. 155–160. [张汉鹤, 谭济才, 2004. 中国茶树害虫及其无公害治理. 合肥: 安徽科学技术出版社. 155–160.]
- Zhang SP, Yu Y, Li S, Wang ZX, Wang JP, Zhou XZ, Bi SD, Yan P, Zou YD, Liu FF, Lang K, 2018. Spatial relationships among natural enemies and four insect pests over two consecutive years. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 55(4): 725–747. [张书平, 余燕, 李尚, 王振兴, 王建盼, 周夏芝, 毕守东, 闫萍, 邹运鼎, 刘飞飞, 郎坤, 2018. 天敌对白毫早茶园四种害虫空间跟随关系密切程度的年度间差异及其原因. *应用昆虫学报*, 55(4): 725–747.]
- Zhou CW, Yuan Y, Peng FQ, Yin Z, 2019. Current situation and development strategy of Hunan tea industry under the background of industrial integration. *Journal of Tea Communication*, 46(3): 370–373. [周重旺, 袁勇, 彭福琦, 尹钟, 2019. 产业融合背景下湖南茶产业现状与发展策略. *茶叶通讯*, 46(3): 370–373.]
- Zvereva EL, Kozlov MV, 2021. Seasonal variations in bird selection pressure on prey colouration. *Oecologia*, 196(4): 1017–1026.
- Zvereva EL, Kozlov MV, 2023. Predation risk estimated on live and artificial insect prey follows different patterns. *Ecology*, 104(3): e3943.