



基于服务功能的昆虫生态调控理论*

戈 峰** 欧阳芳 赵紫华

(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)

摘 要 鉴于昆虫在植物传粉授精、害虫生物控制、土壤有机物分解中提供多种生态系统服务功能, 本文在害虫生态调控、区域性害虫生态调控与生境管理的基础上, 进一步提出基于多种生态服务功能的农田景观昆虫生态调控理论、方法与实践。认为: 昆虫管理不仅仅是害虫的管理, 还应包括有益昆虫(如传粉昆虫、天敌昆虫、分解昆虫)的管理, 这种管理应从单一农田生态系统扩展到农田景观生态系统, 充分考虑农田景观中昆虫的传粉功能、生物控害功能和分解功能, 通过对功能植物、作物与非作物生境的空间布局以及时间序列上的生态设计, 从空间上明确昆虫(包括害虫、天敌、传粉昆虫、分解昆虫)在不同生境中的转移扩散动态, 从时间上掌握昆虫在不同寄主植物与非作物生境上的演替过程, 从技术上着重发挥有利于昆虫的传粉功能、生物控害功能和分解功能的综合措施, 在研究方法上突出使用稳定同位素、生态能量学、化学生态学等定量分析手段, 研究景观区域内中“植物-昆虫”互作过程及其生态调控措施的作用, 寻求不同时空条件下控害保益的关键措施, 设计和组装出维持多功能的农田景观昆虫生态调控技术体系, 创造有利于天敌控害、蜜蜂传粉、土壤分解的环境条件, 以发挥昆虫类群在农田景观中最大的生态服务功能。

关键词 昆虫生态服务功能, 农田景观, 昆虫生态调控, 生态景观设计, 天敌生物控害, 蜜蜂传粉, 有机物分解

Ecological management of insects based on ecological services at a landscape scale

GE Feng** OUYANG Fang ZHAO Zi-Hua

(State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

Abstract Insects play an important role in pollination, biological control, and organic-matter disposition in agroecosystems. Furthermore, agricultural landscape patterns have a great effect on insect distribution, which in turn affects the multiple ecological services insects provide. Based on integrated pest and habitat management, we suggest a new theory of the ecological management of agricultural insects based on ecological services at a landscape scale. Insect management should be conducted on a broad landscape scale for a single agroecosystem. Moreover, the pollination, biological control, and organic-matter disposition services provided by the insect community should be considered in agricultural landscape design. On one hand, the core technology is the construction and design of functional plants and non-crop habitats, which enhance both the activity of natural enemies and the multiple ecological services provided by insect communities, and suppress pest populations to the greatest extent on a successive spatial scale. On the other hand, the pattern and evolution of crop and

* 资助项目: “国家重点基础研究发展计划资助(973计划)”项目(编号2013CB127604); 国家自然科学基金委项目(31200321)和国家科技支撑计划(编号2012BAD19B05)

**通讯作者, E-mail: gef@ioz.ac.cn

收稿日期: 2014-04-28, 接受日期: 2014-05-05

non-crop habitats should be used to facilitate biological control of natural enemies on a temporal scale. In addition, the theory and method of stable isotope and energy ecology could be used to interpret plant-insect interactions qualitatively, with the goal of achieving sustainable insect management on a landscape scale. Finally, multiple ecological services (pollination, biological control, organic-matter disposition) can be achieved and supply a theoretical basis and potential for insect management on multiple spatial-temporal scales.

Key words insect ecological service, agricultural landscape, ecological management of insect, ecological design, biological control, pollination, organic-matter disposition

自 Stern 等 (1959) 提出害虫防治概念以来, 害虫防治的理论与方法得到极大的发展。20 世纪 50 年代的害虫综合防治主要致力于几种防治措施 (如化学防治、生物防治) 的综合和协调; 60 年代围绕着以生态学为基础的害虫综合防治研究; 70 年代开始运用系统观念和系统分析指导害虫管理; 80 年代开展以农户 (农场) 整体综合效益的害虫管理, 发展了综合的作物管理 (Integrated crop management); 90 年代, 提出了害虫的生态调控的概念 (戈峰, 1998); 进入 21 世纪, 又进一步发展了害虫区域性生态调控理论与方法 (戈峰, 2001)。

近年来, 随着人们对生态系统服务功能的认识, 发现天敌昆虫、传粉昆虫和土壤分解昆虫作为农田生物多样性的的重要组成部分, 在农田生态系统的生物控害、传粉和分解等过程中发挥着重要的功能 (欧阳芳等, 2013)。同时, 由于产业结构调整、耕作制度变更与城镇化建设, 引起农田面积减少、作物种类单一等农田景观格局的变迁, 导致农业景观中昆虫生态服务功能受到不同程度的影响 (欧阳芳和戈峰, 2011; 赵紫华等, 2013a, 2013b; Zhao *et al.*, 2013a, 2013b)。显然, 昆虫管理不仅仅是害虫的管理, 还应包括有益昆虫 (如传粉昆虫、天敌昆虫、分解昆虫) 的管理, 很有必要进一步拓展害虫管理的理论与方法, 将害虫生态调控提升到基于生态服务功能的农田景观昆虫生态调控的水平。

1 害虫生态调控理论的发展

戈峰 (1998) 首次系统地论述了害虫生态调控的理论与方法, 认为: 在农田生态系统中, 作

物-害虫-天敌及其周围环境相互作用, 相互制约, 通过物质、能量、信息和价值的流动构成一个有序的整体。因此, 进行害虫的管理必须从这个整体出发, 根据生态学、经济学和生态调控论的基本原理, 强调充分发挥系统内一切可以利用的能量, 综合使用包括害虫防治在内的各种生态调控手段, 对生态系统及其作物-害虫-天敌食物链的功能流 (能流、物流、价值流) 进行合理的调节和控制, 变对抗为利用, 变控制为调节, 化害为利, 将害虫防治与其它增产技术寓为一体, 通过综合、优化、设计和实施, 建立实体的生态工程技术, 从整体上对害虫进行生态调控, 以达到害虫管理的真正目的——农业生产的高效、低耗和持续发展。

进入 21 世纪, 随着农业耕作制度和栽培措施的改革, 农区的生态系统发生了极大的变化, 如在华北地区一个以四周防护林为边界的范围, 通过连作、套作、间作等方式, 由过去单一的农田生态系统, 发展成为麦田、棉田、玉米田为主组成的农田景观。为此, 戈峰 (2001) 进一步提出了区域性害虫生态调控的理论与方法, 认为: 害虫的管理必须从单一农田生态系统扩展到区域性农田生态系统, 从空间上注重害虫及其天敌在不同作物上的转移扩散动态, 从时间上强调各代害虫及其天敌在主要寄主作物不同发育阶段上发生的全过程, 从技术上着重发挥以生物因素为主的综合措施, 在研究方法上突出使用生态能量学的手段, 定量分析区域内 “作物-害虫-天敌” 相互作用关系及其生态调控措施的作用, 找出不同时空条件下控害保益的关键措施, 设计和组装出控害保益的害虫区域性生态调控技术体

系, 有效地开展害虫的生态调控, 提高害虫管理的水平。

2 农田景观中的昆虫生态服务功能

2.1 昆虫的生态服务功能

昆虫生态服务功能是指昆虫类群在生态系统过程中发挥的功能作用, 以及为人类提供的各种收益, 包括有形收益的产品和无形收益的生态服务(欧阳芳等, 2013a, 2013b)。昆虫作为生物多样性最丰富的物种, 在传粉、生物控制、物质分解与资源供给等方面发挥着重要作用。据统计, 昆虫中大约 28% 的种类捕食其它昆虫, 2.4% 寄生其它昆虫, 它们在农田害虫调控中发挥 50% 以上作用(Pimentel, 1991), 全世界每年仅自然天敌就为农业带来高达 1 000 亿美元的生物控害价值。此外, 17.3% 昆虫种类取食分解腐烂的生物有机体。这类昆虫以生物的尸体为食, 有的将尸体掩埋入土, 同时加速了微生物对生物残骸的分解, 促进了生态系统物质循环与能量流动(尤民生, 1997)。同时, 昆虫还作为最重要的传粉媒介。在不增加人工和投资的情况下, 仅利用传粉昆虫就可使作物增产 10%~30%。如果没有传粉昆虫, 也就没有虫媒植物, 其结果不但影响生态系统的稳定性, 而且危及人类的生存(尤民生, 1997)。由此, 我们估计了 2007 年我国农业昆虫生态调节服务总价值为 9 502.14 亿元, 其中昆虫的传粉服务价值为 6 790.30 亿元, 占当年农作物生产总经济价值的 54.05%; 天敌昆虫的控害服务价值为 2 621.00 亿元, 占当年重要作物总经济价值的 9.09%; 分解昆虫(甲虫)对牧场牛羊排泄物的分解作用的价值为 90.84 亿元; 这些相加的总价值相当于当年国内生产总值 GDP 的 3.7% (欧阳芳等, 2015)。

然而, 由于人类活动, 尤其是当前城镇化、工业化的大规模建设, 促使农业集约化日渐加剧、农作物种植结构日趋单一、非作物生境规模大幅度减少, 加之农药与化肥的大量投入, 导致农田景观格局明显变化、农田生物多样性急剧下降, 与昆虫相关的生物控害和传粉作用等生态服

务功能已出现了明显退化(赵紫华等, 2013a, 2013b)。在美国, 由于生物燃料工业的迅猛发展, 致使玉米种植面积快速上升, 农业景观中生物多样性随之明显下降, 这一变化直接削弱了生态系统的天敌保育功能, 导致大豆田中天敌对蚜虫种群的自然控制效果降低了 24%; 经估计, 仅这项生态服务功能的减弱导致爱荷华、密歇根、明尼苏达和威斯康星 4 个州因大豆产量降低、化学杀虫剂使用量上升而每年损失 5 800 万美元(Landis *et al.*, 2008)。此外, 害虫防治还导致土壤分解昆虫种群数量降低, 从而导致土壤肥力明显衰退(Losey and Vaughan, 2006)。显然, 害虫管理不能仅仅是控制, 而应该着眼于整个生态系统的多种昆虫生态服务功能。譬如, 防治了地上害虫, 却引起地下昆虫分解能力明显下降; 杀伤了蜜蜂, 却导致其传粉能力减弱; 结果都得不偿失。

2.2 农业景观中的昆虫生态服务功能

农田景观系由耕地、草地、林地、树篱等不同斑块组成的镶嵌体, 在景观尺度上表现为物种生存的各类缀化栖地的空间网络结构(欧阳芳和戈峰, 2011; 赵紫华等, 2012a)。农田景观中不同类型作物的多样化种植和合理布局可通过调节害虫与天敌群落的组成结构, 从而提高天敌的生物控害功能, 抑制害虫种群发生。如棉花和小麦邻作, 可以将小麦成熟期的瓢虫等天敌转移到相邻的棉田中, 控制棉田边缘早期发生的苗蚜(Men *et al.*, 2004)。又如, 在以棉花-玉米农田景观生态系统中, 龟纹瓢虫成虫以蚜虫为导向产卵方式, 选择玉米作为栖息地, 而转向棉花上取食害虫(Ouyang *et al.*, 2012)。这种在农田生态系统中存在的植物-昆虫的专性关系, 导致农田作物多样性很大程度上决定了系统中害虫和天敌的潜在物种种类与发生危害程度。

除作物外, 农田周围还包含很多非作物种类和非作物栖息地, 如农田林网、边缘、休耕地(免耕地)、灌木篱墙和小块林地等, 从而形成了由不同植物缀块组成的农田景观。由于作物对于很多物种来说并不是一个永久生境, 它的收割将使

害虫和天敌只能迁移到其他生境,因此很多物种喜欢集中在较稳定的非作物栖息地和农田边缘(Meek *et al.*, 2002; 赵紫华等, 2013b)。这些栖息地已成为害虫、天敌甚至鸟类和哺乳类等生物多样性的储备库(Bianchi *et al.*, 2006)。Bianchi 等(2006)曾定量评价了非作物生境面积比例对天敌数量和害虫危害的作用,发现非作物生境面积比例较大的农田景观内使天敌数量增加的比例占 74.0%,对天敌无显著影响占 20.8%,而使天敌数量减少的比例仅占 5.1%;以此同时,非作物生境面积比例较大的农田景观内害虫危害作用下降比例占 45.0%,对害虫危害发生不受影响的比例占 40.0%。可见,农田景观中非作物种类和非作物栖息对害虫有着重要的生态调控作用。

景观多样性亦对昆虫的传粉功能和分解功能产生重要影响。如 Powell 和 Powell (1987)发现破碎化的景观直接导致传粉者蜜蜂的丰富度和多度减少,同时传粉作用由于传粉者行为和景观格局的改变也受到间接影响。Klein 等(1989)研究表明,蜚蠊丰富度在森林碎片中比在连续森林中要低得多,且随破碎化程度的增加,导致蜚蠊丰富度下降,由此引起粪便分解率的急剧下降。

这些研究充分显示,农田景观格局的“质、量、形、度”4个方面的特征共同影响了作物和非作物缀块上害虫和其他昆虫(如传粉昆虫、天敌昆虫、分解昆虫)的种类与数量。而这些昆虫迁入到作物的时间与数量,均影响农田景观中天敌对害虫的控制作用、传粉昆虫与分解昆虫的生态服务功能(欧阳芳和戈峰, 2011)。由此也进一步说明,昆虫管理必须进一步从区域性农田生态系统扩展到农田景观,通过调节农田景观系统中的“质、量、形、度”等景观驱动因子,以达到增加传粉、分解作用和减少化学农药、提高作物产量的目的。

3 基于提升生态服务功能的农田景观昆虫生态调控

3.1 指导思想

受产业结构调整、耕作制度变更、城镇化建

设等诸多因素的影响,农田景观格局不断变化,这些变化势必直接影响其中的植物-昆虫(包括害虫、天敌、传粉昆虫、分解昆虫)互作关系以及节肢动物食物网中的物质流、能量流和信息流,导致农业生态系统中生物控害功能、传粉功能和分解功能发生变化,影响我国农业生产的可持续发展。显然,未来开展昆虫的生态调控,必须从农田景观出发,充分考虑昆虫的生物控害功能、传粉功能和分解功能,突出以下4个方面的学术思想:

3.1.1 农田景观区域观 即从单一农田生态系统扩展到农田景观生态系统,充分考虑农田景观结构的异质性,从整体上研究昆虫(包括害虫、天敌、传粉昆虫、分解昆虫)在整个农田景观中的转移扩散规律及其生态服务功能。

3.1.2 生态服务功能观 即从农田景观整体功能出发,充分考虑天敌昆虫的控害功能(捕食或者寄生害虫,减少作物损失与减少农药使用)、传粉昆虫授粉功能(传递植物遗传信息,增加作物产量与降低人力授粉成本)和分解昆虫分解功能(促进有机残物分解,营养元素循环与增加土壤肥力)。

3.1.3 规划设计整合观 即以多生境农业景观整体布局为指导,从大时空尺度范围内进行功能植物、多种作物与非作物生境的设计与布局,整合考虑地上与地下生物的互作,创造有利于天敌控害、蜜蜂传粉、土壤分解的环境条件,探索各种生境功能的整合利用,以发挥各种生境最大的生态服务功能。

3.1.4 生产生活可持续观 即针对当前传粉昆虫受损、地下分解功能下降、害虫抗药性增加、化学农药杀伤天敌和污染环境等问题,从农业可持续发展的战略出发,尽可能少用化学农药和化肥等化石能,减少环境的生态风险性,造福于子孙后代。

3.2 昆虫生态调控的理论

3.2.1 种群生态调节理论 昆虫的生态调控(Regulation and management)实际包括两个部分,即调节(Regulation)和控制(Management)。

所谓调节是发挥农田景观内部的生物因素,通过作物-害虫-天敌食物链、地上生物-地下生物的互动,使有益昆虫(如传粉昆虫、天敌昆虫、分解昆虫)作用得到提升、得以充分发挥,使有害昆虫(害虫)种群始终围绕着某一低的平衡密度波动,这是生物密度制约作用的结果;所谓控制是发挥农田景观外的生物因素与非生物因素,通过景观生态设计、合理的间套作、作物布局以及适当的防控措施(如天敌释放、Bt、NPV、性引诱剂使用)等应用,使有害种群降至某一平衡密度之下。它是人为的生物密度制约因子与非生物密度因子作用的结果(戈峰,1998)。

生态调控中的调节与控制二者是相辅相成。如果没有控制作用,有害种群不可能尽快地下降到某一低平衡密度(统称为经济允许水平)之下;反之,没有调节作用,昆虫种群不可能持续地维持在平衡密度波动,生态服务功能得不到发挥。这二者(内因与外因)必须有效地结合起来。片面强调控制(如目前的化学防治)易使有害种群激烈波动,易再猖獗,生态服务功能受到抑制;片面强调调节(如某些自然生态系统或不防治区内)易使有害种群持续在某一高平衡密度为害,造成损失(戈峰,2001)。

3.2.2 广义生态位理论与功能植物 广义生态位认为,生态位(Niche)指群落内一个物种的资源利用;而栖息地(Habitat)指物种生存的物理环境。因此,一个物种的生存和分布决定于它的生态位和栖息地这两个可变因素。在一个景观或地区内,由空间梯度的物理和化学环境构成了该栖息地的多维空间轴,一个特定物种所占有的该多维空间的一部分,就是这个物种栖息地的多维体积(戈峰,2008)。根据这个理论,可通过引进新的有利生态元(如功能植物、天敌)、去除有害生态元(如性引诱剂、某些选择性杀虫剂)、改变现有的生态元(如景观格局、间套作、作物布局),以发挥景观内生态服务功能。

作为新的生态元——功能植物,是指在农田景观系统中能够增加天敌昆虫、传粉昆虫和分解昆虫等种类与种群数量,促进昆虫生态功能发挥的植物类群。其种类的配置是实现农业景观中生

态功能的关键因素。赵紫华等(2013a, 2013b)曾提出了作为一种功能植物通常需要具备的特征,如:1)能够提供适合的花粉及花蜜等食物资源,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,天敌可能把这些植食性昆虫作为替代猎物,并能迅速涌入作物生境,发挥生物控害功能;3)具有特定的物理结构,以适合天敌的躲避,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。目前这类功能植物种类达数万种,构成了维持昆虫多样性及其生态功能多样性的植物支持系统(陈学新等,2013)。

3.2.3 生物多样性理论 生物多样性可定义为生物的多样化和变异性以及生境的生态复杂性。它包括了遗传多样性、物种多样性、生态系统多样性和景观多样性多个层次(戈峰,2008)。一般认为复杂的农业景观有利于天敌控害作用和蜜蜂传粉,并能够更好的实现昆虫的生态功能(Gardiner *et al.*, 2010; Zhao *et al.*, 2014)。解释这个现象,通常包括以下2个学说:1)资源密度假说(Resource concentration hypothesis),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);2)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)。

3.2.4 岛屿生态学理论 在农田景观中,作物可以看成是一个“岛屿”,周围的其他作物或非作物生境通过各种斑块将他们连接成各种景观结构。岛屿生态学理论认为,岛屿面积越大,生境多样性越大,物种灭绝率越小,因此物种丰富度亦越大;隔离程度越高,物种迁入率越低,物种

丰富度越低;面积大而隔离度又低的岛屿具有较高的平衡物种丰富度的功能;面积小或隔离度低的生境具有较高的物种周转率(戈峰, 2008; 赵紫华等, 2011)。因此可以通过设计合理的“廊道”, 将作物与非作物生境形成一个整体, 发挥农田景观的整体生态服务功能。针对这个理论, 目前主要包括 2 个学说: 1) 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和传粉昆虫在作物-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和传粉昆虫形成保护, 进而能够对害虫起到生物控制作用和传粉功能 (Tscharntke and Brandl, 2004); 2) 生境丧失理论 (Habitat loss theory), 认为非作物生境只有在农业景观中维持一定的比例时, 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)。

3.2.5 多营养级作用理论 在解释农田景观不同营养层之间的相互作用时, 通常采用上行控制效应和下行控制效应理论。上行控制效应 (Bottom-up effect) (自下而上) 理论是指较低营养阶层的密度、生物量等 (资源限制) 决定较高营养阶层的种群结构, 如植物的生产力决定了害虫种群密度, 害虫的生产力决定了它们天敌的密度; 下行控制效应 (Top-down effect) (自上而下) 理论是指较低营养阶层的群落结构 (多度、生物量、物种多样性) 依赖于较高营养阶层的物种结构, 如捕食者天敌的密度决定了害虫种群密度 (戈峰, 2008)。实际上两种效应是相对应的, 都在控制着生物群落的结构。目前已有不少的研究工作探讨了它们在农田景观害虫控制中的作用, 但只能解释一些个别和局部问题, 并没有得到广泛的验证 (Estes *et al.*, 2011)。在实际应用中, 还通常采用“推拉”作用假说 (Pull-push hypothesis)。它是基于化学生态学的原理, 通过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)。

3.3 昆虫生态调控的方法论

3.3.1 宏生态学分析方法 面对复杂的农田景观各种作物与非作物生境、多种昆虫 (害虫、天敌、传粉昆虫和分解昆虫等) 之间的互作关系, 以及获得的海量数据, 需要借助宏生态学分析方法。首先, 需要利用 3S 技术和遥感信息, 从大尺度的空间范围分析害虫、天敌的发生与农田景观中各个要素 (如作物面积、非作物生境) 等发生的关系, 找出影响昆虫种群发生的宏观因子 (Zhao *et al.*, 2013a, 2013b, 2014); 其次, 应用景观生态学中的多样性指数、镶嵌度指数、距离指数和景观破碎化指数等, 以定量地描述农田景观斑块的组成、结构、过程以及多种昆虫 (害虫、天敌、传粉昆虫和分解昆虫等) 发生的关系; 分析各个景观要素之间的动物、植物的物种迁移、扩散规律, 物质流、能流与信息流等; 再利用非线性方法, 从大尺度的时空范围, 解析影响昆虫 (害虫、天敌、传粉昆虫和分解昆虫等) 发生的主导因子及其贡献率, 筛选出对昆虫 (害虫、天敌、传粉昆虫和分解昆虫等) 影响的最主要的农田景观要素, 为景观生态设计奠定基础。

3.3.2 以稳定同位素与生态能学为基础的定量分析方法 有效开展农田景观昆虫生态调控, 离不开对农田景观食物网中植物-昆虫相互作用关系与昆虫生态功能的定量分析。近年来, 稳定同位素技术的发展可以区分寄主植物的来源, 追溯昆虫与寄主之间的营养关系 (Ouyang *et al.*, 2012, 2014; 欧阳芳等, 2014); DNA 分子追踪技术可定量解析自然生境中节肢动物食物营养关系 (Pompanon *et al.*, 2012); 田间植物挥发物检测技术极大推进了复杂信号背景下昆虫行为选择与化学识别规律研究 (Beyaert and Hilker, 2014); 甲虫分解的挽回损失法可定量评估昆虫的分解作用 (Losey and Vaughan, 2006); 昆虫生态能学方法则可定量分析害虫、天敌的功能, 并根据系统结构与功能关系, 模拟分析各调控因子对昆虫的调节与控制能力, 为害虫的优化管理与决策提供了重要工具 (戈峰和欧阳芳, 2014)。

显然, 这些技术手段的发展为深入分析农业景观中植物-昆虫互作关系及其机制提供了前所未有的机遇 (Schellhorn *et al.*, 2014)。

3.3.3 生态景观设计方法 昆虫生态服务功能的发挥, 关键是在景观水平上各种生境类型的空间配置与调控。在强调功能植物选择的同时, 还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过程对昆虫 (害虫、天敌、传粉昆虫和分解昆虫) 的影响 (赵紫华等, 2012b)。生态景观设计方法就是以景观生态学为指导思想, 确定农田景观区域内最优的空间尺度, 也就是在多大的空间范围内进行昆虫生态管理; 然后筛选出可为昆虫类群提供食物、栖息、越冬和繁殖场所和避免农药干扰等功能植物; 再根据昆虫 (害虫、天敌、传粉昆虫和分解昆虫) 在农田景观生境斑块的转移扩散规律, 对景观中多种生境斑块 (包括功能植物) 进行空间布局以及时间序列上的设计, 最终形成多功能的马赛克循环体 (赵紫华等, 2013a, 2013b), 达到减小环境污染、增强农业生态系统的控害保益功能目标 (赵紫华等, 2013b, 2012a)。

3.3.4 构建农田景观昆虫生态调控的技术体系 基于上述系统分析方法, 应用系统工程的方法, 通过对农田景观设计、功能植物的配置, 结合蜜源植物、作物布局、轮作、套间作、高产抗性品种的栽培、生物技术等多个昆虫调控因子的综合分析和评价, 优化和设计多功能的昆虫生态调控手段, 同时将监测、设计与实施寓为一体, 建立农田景观昆虫生态调控的技术体系, 并不断地完善这一技术体系, 从整体上对昆虫进行生态调控, 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。

4 讨论

纵观我国害虫防治策略的发展, 已由原始防治、化学防治发展到综合防治 (IPM) 和害虫生态调控 (Ecological regulation and management of pests, ERMP) (戈峰, 1998, 2001)。目前,

随着对生态系统服务功能的认识, 显示天敌昆虫、传粉昆虫和土壤分解昆虫作为农田生物多样性的重要组成部分, 在农田生态系统的生物控害、传粉和分解等过程中发挥着重要的功能 (欧阳芳等, 2012a, 2012b; 欧阳芳等, 2015), 这些作用的重要性甚至超过了害虫的危害作用。当前, 化学农药仍是我国害虫防治的主要手段。化学防治控制了害虫, 却杀伤了天敌, 使其控害功能下降; 同时对蜜蜂的伤害, 影响了其传粉功能; 还降低了地下生物的分解作用, 使土壤肥力下降。显然, 害虫生态调控的理念必须提升到基于昆虫生态服务功能的水平; 将害虫生态调控变为昆虫的生态调控。与此同时, 近年来产业结构调整、耕作制度变更与城镇化建设, 导致农田面积减少、作物种类单一等农田景观格局的变迁, 农田景观控害功能明显下降, 昆虫的生态调控也必须进一步使研究对象由原来的单一农田扩展到农田景观。

我们所提出的基于多功能的农田景观昆虫生态调控, 是害虫生态调控 (戈峰, 1998)、害虫区域性生态调控 (戈峰, 2001) 的发展。其强调从单一农田生态系统扩展、区域性农田生态系统到农田景观生态系统, 充分考虑到农田景观中昆虫的生物控害功能、传粉功能和分解功能, 通过对功能植物、作物与非作物生境的空间布局以及时间序列上的生态设计, 从空间上注重昆虫 (包括害虫、天敌、传粉昆虫、分解昆虫) 在不同生境上的转移扩散动态, 从时间上强调昆虫在不同寄主植物与生境上的演替特征, 从技术上着重发挥有利于昆虫的传粉功能、生物控害功能和分解功能为主的综合措施, 在研究方法上突出使用稳定同位素、生态能量学、化学生态学等手段, 定量分析景观区域内中“植物-昆虫”相互作用关系及其生态调控措施的作用, 找出不同时空条件下控害保益的关键措施, 设计和组装出维持多功能的农田景观昆虫生态调控技术体系, 创造有利于天敌控害、蜜蜂传粉、土壤分解的环境条件, 以发挥农田景观中最大的生态服务功能。

进行农田景观昆虫生态调控, 不仅仅是概念

的创新,关键是如何实施。如多大尺度的景观是最有效地进行昆虫生态管理?什么样的功能植物类型和非作物空间布局能够增加害虫自然控制、传粉功能。这些植物、作物如何进行合理的空间布局和时间安排,又如何进行生态设计和生态工程的具体实施等,值得进一步研究。

未来的研究,应在系统调查基础上,结合3S技术手段,解析不同农田景观中昆虫物种多样性的特征(格局);应用田间种群调查、田间取样技术以及稳定同位素碳氮标记技术明确农田景观中天敌昆虫、传粉昆虫和分解昆虫的转移过程与扩散规律(过程);通过种群动态驱动力分析明确影响昆虫生物多样性,种群动态及其生态功能的关键景观因子,构建与应用昆虫生物控害功能、传粉功能和分解功能定量分析方法评价其三种功能在农田景观中的作用(功能);应用分子标记技术追溯昆虫与寄主之间的营养关系,应用化学生态学等手段探明昆虫与寄主的信息联系,利用生态能学等方法定量评价昆虫的生态功能,由此系统揭示阐明农田景观中昆虫多样性格局-过程-机制-功能的关系,发展基于昆虫生态服务功能的昆虫生态调控新学说,提高昆虫管理水平。

参考文献 (References)

- Beyaert I, Hilker M, 2014. Plant odour plumes as mediators of plant-insect interactions. *Biological Reviews*, 89(1): 68–81.
- Bianchi FJJA, Booij CJH, Tschamntke T, 2006. Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 273(1595): 1715–1727.
- Cook SM, Khan ZR, Pickett JA, 2007. The use of push-pull strategies in integrated pest management. *Annu. Rev. Entomol.*, 52(1): 375–400.
- 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, Pickett 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.
- 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.
- Klein RL, Lyons TJ, Lopes-Virella MF, 1989. Interaction of very-low-density lipoprotein isolated from type I (insulin-dependent) diabetic subjects with human monocyte-derived macrophages. *Metabolism*, 38(11): 1108–1114.
- Landis DA, Gardiner MM, van der Werf W, Swinton SM, 2008. Increasing corn for biofuel production reduces biocontrol services in agricultural landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(51): 20552–20557.
- Losey JE, Vaughan M, 2006. The economic value of ecological services provided by insects. *Bioscience*, 56(4): 311–323.
- Meek B, Loxton D, Sparks TH, Pywell RF, Pickett H, Nowakowski M, 2002. The effect of arable field margin composition on invertebrate biodiversity. *Biol. Conserv.*, 106(2): 259–271.
- Men XY, Ge F, Yardim EN, Parajulee MN, 2004. Evaluation of winter wheat of as a potential crop enhancing biological control cotton aphids. *Biocontrol*, 49(6): 701–714.
- Ouyang F, Men X, Yang B, Su J, Zhang Y, Zhao Z, 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.
- Ouyang F, Yang B, Cao J, Feng Y, Ge F, 2014. Tracing prey origins, proportions and feeding periods for predatory beetles from agricultural systems using carbon and nitrogen stable isotope analyses. *Biological Control*, 71(4): 23–29.
- Pimentel D, 1991. Diversification of biological-control strategies in agriculture. *Crop Protection*, 10(4): 243–253.
- Pompanon F, Deagle BE, Symondson WOC, Brown DS, Jarman SN, Taberlet P, 2012. Who is eating what: diet assessment using next generation sequencing. *Molecular Ecology*, 21(8): 1931–1950.
- Powell AH, Powell GVN, 1987. Population-dynamics of male euglossine bees in Amazonian forest fragments. *Biotropica*, 19(2): 176–179.
- 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(1): 465–487.
- Schellhorn NA, Bianchi FJJA, Hsu CL, 2014. Movement of entomophagous arthropods in agricultural landscapes: Links to pest suppression. *Annu. Rev. Entomol.*, 59(1): 559–581.

- Stem VM, Smith RF, van den Bosch R, Hagen KS, 1959. The integration of chemical and biological control of the spotted alfalfa aphid. Part I. The integrated control concept. *Hilgardia*, 29: 81–101.
- Tscharntke T, Brandl R, 2004. Plant-insect interactions in fragmented landscapes. *Annu. Rev. Entomol.*, 49(1): 405–430.
- Zhao Z, Cang H, Hardev S, Ouyang F, Dong Z, Ge F, 2014. The response of primary parasitoids and hyper-parasitoids of cereal aphids to landscape complexity. *J. Econ. Entomol.*, 107(2): 630–637.
- Zhao Z, Cang H, He D, Ge F, 2013b. Effects of position within wheat field and adjacent habitats on the density and diversity of cereal aphids and their natural enemies. *BioControl*, 58(6): 765–776.
- Zhao Z, Hui C, Ouyang F, Liu J, Guan X, He D, Ge F, 2013a. Effects of inter-annual landscape change on interactions between cereal aphids and their natural enemies. *Basic Appl. Ecol.*, 14(6): 472–479.
- 陈学新, 刘银泉, 任顺祥, 张帆, 张文庆, 戈峰, 2014. 害虫天敌的植物支持系统. 应用昆虫学报, 51(1): 1–12. [CHEN XX, LIU YQ, REN SX, ZHANG F, ZHANG WQ, GE F, 2014. Plant-mediated support system for natural enemies of insect pests. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 51(1): 1–12.]
- 戈峰, 1998. 害虫生态调控的理论与方法. 生态学杂志, 17(2): 38–41. [GE F, 1998. The principles and methods of ecological regulation and management of pests. *Chinese Journal Of Ecology*, 51(1): 1–12.]
- 戈峰, 欧阳芳, 2014. 定量评价天敌控害功能的生态能学方法. 应用昆虫学报, 51(1): 307–313. [GE F, OUYANG F, 1998. Quantitative evaluation of the biological control value of predatory insects based on ecological energetic analyses. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 51(1): 1–12.]
- 戈峰, 2001. 害虫区域性生态调控的理论、方法及实践. 昆虫知识, 38(5): 337–341. [GE F, 2001. The principles, methods and practices of regional ecological regulation and management of pests. *Entomological Knowledge*, 38(5): 337–341.]
- 戈峰主编, 2008. 昆虫生态学原理与方法. 北京: 高等教育出版社. 51–186. [GE F, 2008. Principle and methods of insect ecology. *Beijing: Higher Education Press*. 51–186.]
- 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. [GE F, ZHAO ZH, OUYANG F, 2013. Insect ecological services. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 50(2): 305–310.]
- 欧阳芳, 曹婧, 戈峰, 2014. 定量评价天敌昆虫控害功能的稳定同位素方法. 应用昆虫学报, 51(1): 302–306. [OUYANG F, CAO J, GE F, 2014. Quantitative evaluation of the biological control efficiency of predatory insects based on stable isotope analyses. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 51(1): 302–306.]
- 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. [OUYANG F, GE F, 2011. Effects of agricultural landscape patterns on insects. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 48(5): 1177–1183.]
- 欧阳芳, 吕飞, 门兴元, 赵紫华, 曾菊平, 肖云丽, 戈峰, 2015. 中国农业昆虫生态调节服务价值的初步估算. 生态学报, (12). [http://dx.doi.org/\[doi\]](http://dx.doi.org/[doi]). [OUYANG F, LV F, MENG XY, ZHAO ZH, ZENG JP, XIAO YL, GE F, 2015. The Economic Value of Ecological Regulating Services Provided by Agricultural Insects in China. *Acta Ecologica Sinica*, (12). <http://dx.doi.org/10.5846/stxb201308242147>]
- 尤民生, 1997. 论我国昆虫多样性的保护与利用. 生物多样性, 5(2): 56–62. [YOU MS, 1997. Conservation and utilization of the insect diversity in china. *Chinese Biodiversity*, 5(2): 56–62.]
- 赵紫华, 欧阳芳, 贺达汉, 2012a. 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 C: 生命科学, 42(10): 825–840. [ZHAO ZH, OUYANG F, HE DH, 2012a. Edge effects and spillover effects of natural enemies on different habitat interfaces of agricultural landscape. *Scientia Sinica Vitae*, 42(10): 825–840.]
- 赵紫华, 欧阳芳, 门兴元, 刘军和, 贺达汉, 戈峰, 2013a. 生境管理——保护性生物防治的发展方向. 应用昆虫学报, 50(4): 879–889. [ZHAO ZH, OUYANG F, MENG XY, LIU JH, HE DH, GE F, 2013a. Habitat management in biological control. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 50(4): 879–889.]
- 赵紫华, 时培建, 门兴元, 欧阳芳, 戈峰, 2013b. 基于微景观试验模型系统下作物丰富度对害虫-天敌关系的影响. 中国科学 C: 生命科学, 43(7): 548–556. [ZHAO ZH, SHI PJ, MENG XY, OUYANG F, GE F, 2013b. Effects of crop species richness on pest-natural enemy systems based on an experimental model system using a microlandscape. *Scientia Sinica Vitae*, 43(7): 548–556.]
- 赵紫华, 王颖, 贺达汉, 关晓庆, 辛明, 2012b. 麦蚜和寄生蜂对农业景观格局的响应及关键景观因子. 生态学报, 32(2): 472–482. [ZHAO ZH, WANG Y, HE DH, GUAN XQ, XM, 2012b. Effects of landscape structure and key landscape factors on aphids-parasitoid hyper parasitoids populations in wheat fields. *Acta Ecologica Sinica*, 32(2): 472–482.]
- 赵紫华, 王颖, 贺达汉, 张蓉, 朱猛蒙, 董风林, 2011. 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. [ZHAO ZH, WANG Y, HE DH,

ZHANG R, ZHU MM, DONG FL, 2011. Effects of habitat loss and fragmentation on species loss and colonization of insect

communities in experimental alfalfa landscapes . *Chinese Biodiversity*, 19(4): 453–462.]