

DOI: 10.5846/stxb201812292841

刘娅萌, 卢训令, 丁圣彦, 周立垚, 张晨晨. 不同农业景观背景下传粉昆虫群落的分布差异. 生态学报, 2020, 40(7): 2376-2385.

Liu Y M, Lu X L, Ding S Y, Zhou L Y, Zhang C C. Distribution patterns of pollination insect community under different agricultural landscape context. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(7): 2376-2385.

不同农业景观背景下传粉昆虫群落的分布差异

刘娅萌^{1,3}, 卢训令^{1,2,3,*}, 丁圣彦^{1,2,3}, 周立垚^{1,3}, 张晨晨^{1,3}

1 河南大学黄河中下游数字地理技术教育部重点实验室, 开封 475004

2 河南大学河南省大气污染综合治理与生态安全重点实验室, 开封 475004

3 河南大学环境与规划学院, 开封 475004

摘要: 农业景观中的自然、半自然生境等非农生境可为传粉昆虫提供丰富的食物来源、栖息地、繁殖地、避难所等, 对维持生物多样性的稳定起着不可替代的作用。以巩义典型的山地-丘陵-河川混杂的复杂景观和民权的平原农业简单景观为研究区, 分析不同景观背景下传粉昆虫群落的物种组成及其在不同生境中的分布特征。结果表明: (1) 巩义研究区内累计捕获传粉昆虫 18582 头, 民权研究区内累计捕获传粉昆虫 18518 头, 优势传粉昆虫功能群为双翅目、膜翅目、鞘翅目和鳞翅目等; (2) 景观复杂度更高的巩义研究区的传粉昆虫多样性、丰富度以及均匀度均显著高于民权研究区; 存在大面积农田斑块的平原景观中则有更多的优势传粉昆虫个体; (3) 农田斑块中具有更高的物种丰富度, 但林地物种的多样性和均匀度则相对稍高些。农田斑块在作物花期能有效的提高传粉者种群密度, 但林地等自然、半自然生境对于维持传粉者多样性和食物缺乏期种群的稳定具有重要作用。因此在未来为确保农业景观中传粉者的多样性与传粉服务的稳定, 一方面要关注自然、半自然生境的作用, 同时也要考虑不同景观背景下异质性特征对不同生物类群的影响差异。

关键词: 传粉昆虫多样性; 相对多度; 景观背景; 景观复杂度; 农业景观

Distribution patterns of pollination insect community under different agricultural landscape context

LIU Yameng^{1,3}, LU Xunling^{1,2,3,*}, DING Shengyan^{1,2,3}, ZHOU Liyao^{1,3}, ZHANG Chenchen^{1,3}

1 Key Laboratory of Geospatial Technology for the Middle and Lower Yellow River Regions, Ministry of Education, Henan University, Kaifeng 475004, China

2 Henan Key Laboratory of Integrated Air Pollution Control and Ecological Security, Henan University, Kaifeng 475004, China

3 College of Environment and Planning, Henan University, Kaifeng 475004, China

Abstract: Non-agricultural habitats such as natural and semi-natural habitats in agricultural landscape can provide abundant food sources, habitats, breeding grounds, shelters for pollinators, which play an irreplaceable role in maintaining the stability of biodiversity. In this study, taking the typical mountainous-hilly-river mixed landscape in Gongyi City and simple plain agricultural landscape in Minquan County as the study object, the species composition of pollinator communities and their distribution in different habitats under different context were analyzed. The results showed that (1) a total of 18582 pollinators were captured in Gongyi, and 18518 pollinators were captured in the Minquan research area, of which the main functional groups were Diptera, Hymenoptera, Coleoptera, and Lepidoptera. (2) The diversity, richness and evenness of pollinators in the study area of Gongyi with higher landscape complex were significantly higher than those in the study area of Minquan. There were more dominant pollinator individuals in simple plain landscape with large area of farmland patches. (3) The species richness of farmland patches was higher, but the species diversity and evenness of

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31600374, 41371195)

收稿日期: 2018-12-29; 网络出版日期: 2019-12-26

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: luxunling@henu.edu.cn

woodland was relatively higher. Farmland patches could effectively increase the population density of pollinators during the flowering period of crops, but natural and semi-natural habitats such as woodland played an important role in maintaining the diversity and population of pollinators during the period of food deficiency. Therefore, in order to ensure the diversity of pollinators and the stability of pollination services in the agricultural landscape in the future, on the one hand attention should be paid to the role of natural and semi-natural habitats, but on the other hand the influence of heterogeneity characteristics on different biological groups under different landscape context should be considered.

Key Words: pollination insect diversity; relative abundance; landscape context; landscape complexity; agricultural landscape

生态系统服务的形成与维持是人类文明和社会经济持续发展的根基^[1],而生物多样性是影响生态系统功能形成和制约生态系统服务发挥的最关键因素之一^[2-4]。农业景观中的生物多样性提供了农业可持续发展所必需的遗传资源、授粉、天敌和害虫调控、土壤肥力保持、水土涵养、文化和休闲等生态服务功能,是实现农业可持续发展的必要基础^[5-7]。传粉昆虫是生物多样性的重要组成,也是生态系统中传粉服务的最重要媒介物,对作物品质、产量等具有重要影响^[8-9]。随着人类活动的加剧,生境丧失、气候变化、杀虫剂的大量施用等引起了传粉昆虫及传粉服务的持续丧失与下降^[10-14]。因此,深入认识农业景观与生物多样性的关系及其在生物多样性保护与维持上的作用,寻求解决生物多样性保护和农业生产之间矛盾的权衡成为必然。

景观异质性是影响区域生物多样性、生态系统过程和生态系统服务的最主要因素之一^[15-17]。众多的研究认为农业景观中自然、半自然生境的保护与建立,复杂景观和生境的构建有利于生物多样性的提高^[18-22],但景观异质性及对生态系统服务的影响具备以下几个特征:(1)强烈的尺度效应^[23-26], (2)不同生物类群的响应不一致^[18, 27-29], (3)非线性,片面强调景观异质性还会因单个物种可利用有效生境面积的降低而引起生物多样性的下降^[30-31]。同时研究人员还发现,取样点周边更大区域内的景观背景特征会对前述景观异质性与生物多样性间的关系产生强烈的交互作用^[32-35]。因此,本研究以景观背景存在显著差异的巩义和民权为研究区,调查区内主要传粉昆虫多样性,探讨在不同景观背景下,传粉昆虫多样性的差异特征,为寻求更加合理化的农业生产方式与规划措施和更好的保护区域内生物多样性奠定理论基础。

1 研究区域概况

巩义研究区地处河南省中西部,地理坐标为:34°31'—34°52'N, 112°49'—113°28'E,总面积约 1042 km²。暖温带大陆性季风气候,年平均降水量为 583 mm,年均温 14.4℃。位于我国第二阶梯向第三阶梯过渡地带,地势呈南高北低的趋势,地貌类型丰富,主要有山地、丘陵和河川平原。海拔较高的丘陵山地区存在大量的次生林和人工林,农田斑块多呈梯田镶嵌分布于其中,海拔较低的区域则有较多的农田分布,总体上区内景观结构较为复杂多样。

民权研究区位于河南省东部,地理坐标为 34°31'—34°52'N, 114°49'—115°28'E 之间,总面积约 1222 km²。暖温带大陆性季风气候,年均降水量 657 mm,年均温 14℃。位于黄淮冲积平原北部,地势北高南低。为堆积平原中的冲积扇形平原和迭置在冲积扇之上的风成沙丘沙地,以大面积的农田斑块为主,人工林多呈斑块状散布在村庄周围或农田中,景观结构简单。

2 研究方法

2.1 样地设置与数据采集

在巩义研究区采用网格法共布设 24 个样点,受地貌类型差异的影响,取样中共涵盖了农田样地 18 个,人工林样地 19 个,自然林样地 5 个(图 1)。野外取样时间为 2017 年 5 月 5 日—2017 年 5 月 12 日。在民权研

究区典型的平原地貌背景下选取 21 个样点,每个样点内均设置有农田和人工林生境(图 1)。采样时间为 2017 年 4 月 13 日—2017 年 4 月 20 日。在每个生境中布置诱捕陷阱,陷阱的具体做法:将圆形塑料碗(直径 11.4 cm,高度 5.7 cm)的内部分别喷上黄(Y,最大反射波长 580 nm)、蓝(B,450 nm)、白(W,410 nm)三色荧光漆,在农田生境中,每个采样点内以交替方式排列每种颜色的诱捕陷阱,在林地生境中,每个采样点内呈等边三角形布设。每个生境中重复 3 组实验,每个诱捕陷阱间距约 5 m,距地面高度约 1.2 m,并放入约 200 mL 清水与 1 滴洗涤剂。

将诱捕陷阱在野外放置 48 h 后收回,对回收的样品进行收集、标记、保存。将所捕获的全部昆虫进行分拣,放入装有 75%酒精的离心管内保存,按照每个样点的编号和诱捕陷阱的颜色在对应离心管中做好标记;利用双目体视显微镜(Nikon smz1000)及相关文献资料^[36-37]对捕捉到的传粉昆虫进行分类鉴定,一般鉴定到物种的科级水平。

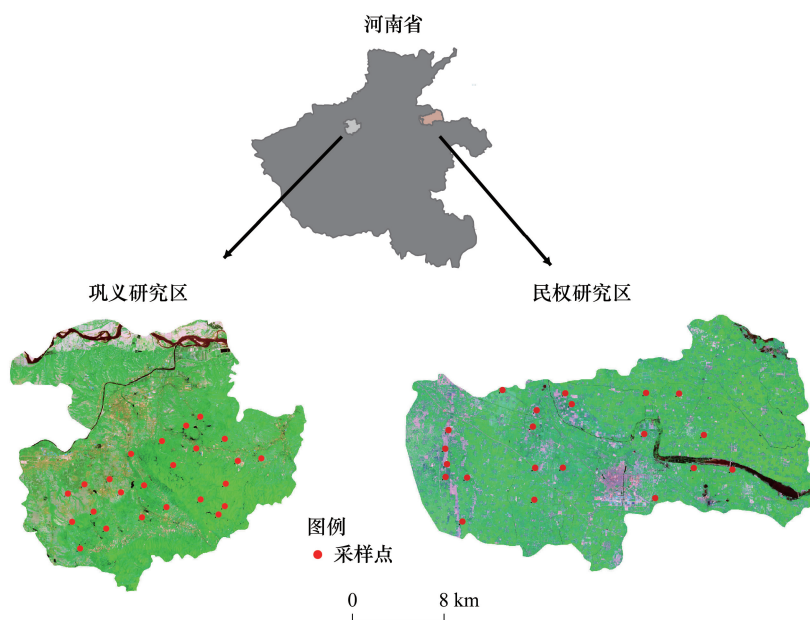


图 1 研究区示意图

Fig.1 Sketch map of the research area

2.2 数据分析

(1) 多样性指数:

Shannon-Wiener 多样性指数 (H'):

$$H' = - \sum P_i \ln P_i$$

Simpson 多样性指数 (D):

$$D = 1 - \sum P_i^2$$

(2) Pielou 均匀度指数 (E): 基于 Shannon-Wiener 多样性指数计算

$$E = H' / H_{\max}, \text{ 式中 } H_{\max} = \ln N$$

(3) Margalef 丰富度指数 (R):

$$R = (S - 1) / \ln N$$

式中, $P_i = \frac{N_i}{N}$, 为第 i 个物种个体数量占群落中总个体数的比例, N_i 为第 i 个物种的数量, N 为群落个体总数, S 为群落物种总数。

采用单因素方差 t 检验以及多重比较分析不同景观类型及生境条件下传粉昆虫的物种数、个体数量的差异。根据已有文献资料^[38-39]选取主要传粉昆虫类群进行多度分析。采用 PC-ORD 5.0 和 SPSS 21.0 软件进行数据的分析处理,并使用 Excel 和 Visio 2016 软件绘图。

3 研究结果

3.1 不同景观背景下传粉昆虫群落的总体特征

巩义研究区共捕获传粉昆虫 18582 头,分属于 10 目,91 科(图 2)。从个体多度来看,优势类群主要集中于双翅目(Diptera)、膜翅目(Hymenoptera)和半翅目(Hemiptera),这三类占了总个体数的 86.49%,鞘翅目(Coleoptera)、缨翅目(Thysanoptera)和鳞翅目(Lepidoptera)也有一定的个体被捕获。

民权研究区共捕获传粉昆虫 18518 头,分属于 9 目,84 科(图 2)。从多度数据看,膜翅目物种占了总样品个体数的近一半,其次是双翅目和半翅目,前 3 者囊括了总个体数的 92.40%。余下个体主要属于鞘翅目、缨翅目和鳞翅目。

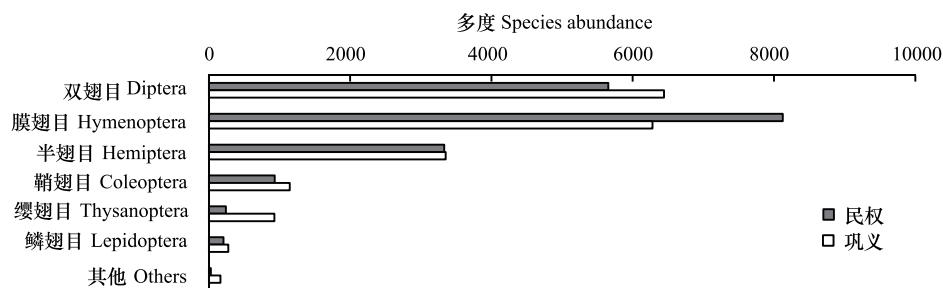


图 2 不同研究区主要传粉昆虫类群多度

Fig.2 The abundance of major pollinator groups in different study areas

从两个研究区不同生境类型中主要传粉昆虫优势类群的多度来看(表 1、表 2),两地农田生境中均以膜翅目的胡蜂科(Vespidae)、蜜蜂科(Apidea)的个体密度最高;人工林地生境中则有较多的双翅目麻蝇科(Sarcophagidae)和膜翅目叶蜂科(Tenthredinidae)个体存在;自然林是巩义研究区所特有的,该生境中捕获的各类群个体密度均较低,以膜翅目胡蜂科(Vespidae)相对较高。

表 1 巩义研究区不同生境主要传粉昆虫密度特征

Table 1 Density characteristics of main pollinators in different habitats in Gongyi study area

类群 Groups		农田 Farmland	人工林 Plantation	自然林 Wildwood
双翅目 Diptera	丽蝇科	0.41±0.11 *	0.30±0.09	0.55±0.37
	食蚜蝇科	0.65±0.13	0.51±0.01	0.13±0.02
	蚤蝇科	1.30±0.46	0.39±0.18	0.68±0.27
	蕈蚊科	0.96±0.28	0.61±0.16	0.26±0.12
	蠅科	1.78±0.47	1.25±0.25	0.22±0.08
膜翅目 Hymenoptera	蜜蜂科	1.82±0.43	0.74±0.27	0.43±0.42
	茧蜂科	2.18±0.56	0.58±0.07	0.13±0.07
	小蜂科	0.15±0.04	0.21±0.08	0.48±0.18
	胡蜂科	2.35±0.32	1.06±0.19	0.86±0.38
鳞翅目 Lepidoptera	粉蝶科	0.21±0.04	0.04±0.02	0.03±0.03
	石蛾科	0.08±0.03	0.10±0.02	0.10±0.09
鞘翅目 Coleoptera	金龟子科	0.28±0.06	0.28±0.07	0.02±0.02
	象甲科	0.04±0.02	0.03±0.02	0.13±0.08

* :0.41 为单个诱捕陷阱中所捕获到的个体数,0.11 为标准误

表 2 民权研究区不同生境主要传粉昆虫密度特征

Table 2 Density characteristics of main pollinators in different habitats in Minquan study area

	类群 Groups	农田 Farmland	人工林 Plantation
双翅目 Diptera	果蝇科	1.12±0.33	0.17±0.03
	麻蝇科	1.35±0.24	2.91±0.61
	蚤蝇科	2.25±0.48	0.32±0.09
	舞虻科	0.76±0.18	0.6±0.18
	拟食虫虻科	0.55±0.12	0.22±0.05
膜翅目 Hymenoptera	蜜蜂科	4.07±1.77	0.58±0.19
	叶蜂科	1.37±0.26	1.61±0.54
	蛛蜂科	0.72±0.49	0.59±0.13
	胡蜂科	4.12±0.63	1.15±0.24
鳞翅目 Lepidoptera	粉蝶科	0.14±0.06	0.01±0.01
	石蛾科	0.04±0.01	0.12±0.03
鞘翅目 Coleoptera	金龟子科	0.60±0.26	0.20±0.04
	瓢虫科	0.10±0.02	0.27±0.08

3.2 不同景观背景和生境类型中传粉昆虫多样性特征

在两个景观背景存在明显差异的区域中传粉昆虫多样性存在显著性差异(图 3)。对两个研究区中的农田、人工林和自然林等 3 种生境中传粉昆虫多样性特征分析发现;Shannon 多样性指数、Pielou 均匀度指数以及 Margalef 丰富度指数在各生境间多存在显著差异($P < 0.05$),而 Simpson 多样性指数间无显著差异。总体上,巩义研究区的传粉昆虫存在较高的丰富度、多样性与均匀度。在同一研究区内部,农田生境中捕获到的传粉昆虫丰富度反倒比林地生境中更高,而林地生境中的物种分布则更为均匀。

3.3 生境间重要传粉昆虫类群特征分析

根据前人研究^[38-39],对主要传粉昆虫在不同生境中的群落特征进行分析(图 4),结果表明,相较于林地生境,农田生境中优势种的地位更为突出,民权农田生境中蜜蜂科的相对多度甚至超过了 20%。从林地生境来看,总体上蜜蜂科、隧蜂科(Halictidae)、蕈蚊科(Mycetophilidae)、花蝇科(Anthomyiidae)等在巩义人工林生境中地位更高;民权人工林生境中则以蜜蜂科、分舌蜂科、蕈蚊科占优势;自然林生境中除蜜蜂科、蕈蚊科个体较多之外,粉蝶科(Pieridae)、切叶蜂科(Megachilidae)、摇蚊科(Chironomidae)等类群的地位也高于其他两类林地生境。从两地的农田生境来看,民权农田中蜜蜂科具有绝对优势地位,但其他类群的多度则均较低,而民权农田中则拥有更丰富多样的传粉类群。

4 讨论

4.1 景观背景对传粉昆虫多样性的影响效应

与土壤、气候等为植物提供生命物质来源和生存条件的因子不同,景观背景一直被看作一种“间接”的因素,景观异质性的影响常会通过局地生态因子的影响而作用在植物群落上,并进一步塑造了具有不同结构特征的传粉昆虫群落^[40-41]。景观多样化以及景观要素的合理配置更有利于传粉昆虫多样性的发展以及授粉服务的提高。本研究在不同景观背景下的研究结果表明,两个研究区的传粉昆虫群落存在显著差异:在简单景观背景下,农田景观中优势类群的地位更为突出,而复杂景观背景下,由于区域内自然半自然生境的大量存在,农田景观中传粉者会更丰富多样;自然林的存在对于传粉者的贡献主要体现在以下方面:(1)野生传粉者种群维持与多样性的提高,但并不会引起传粉者密度的增加;(2)非作物花期为野生传粉者提供较为稳定的食源,尽管很低。而农田景观因开花植物的大量集中出现,为传粉者在短期内提供了超量的资源,因而使传粉者密度迅速增加^[42]。

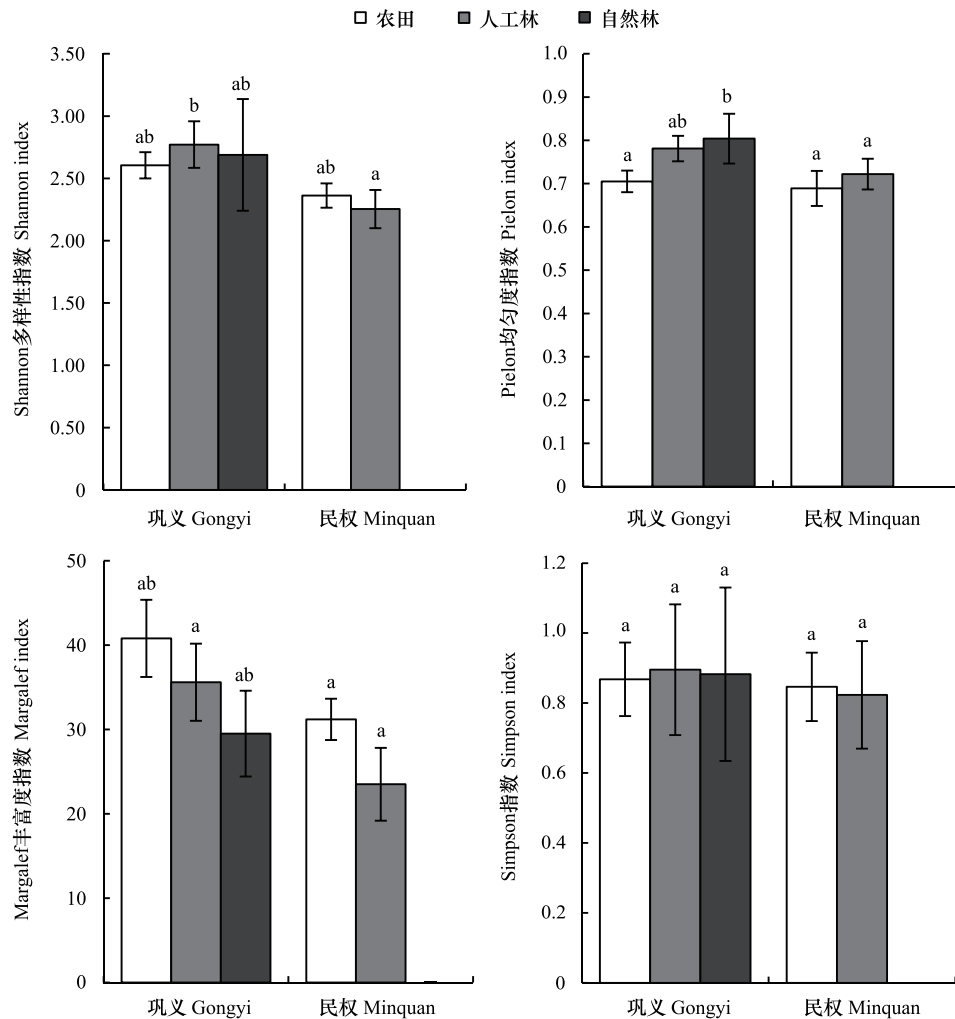


图3 不同景观背景下传粉昆虫多样性指数

Fig.3 Pollination insect diversity index under different landscape context

图中误差线为标准差,图上字母 a、b 表示方差分析的结果,不同字母代表二者差异显著, $P < 0.05$

具有高比例非作物生境的复杂景观常被视为更有利于生物多样性的维持^[43]。巩义研究区地貌类型复杂多样,山地、丘陵、河川交错分布,景观构型复杂化,斑块面积小,多样化的生境类型能在时间和空间尺度上为传粉昆虫提供持续的资源^[44]。高的景观复杂度支持了生境与植物群落的多样化,从而有利于生物多样性的维持,因为景观组成的多样化有利于为不同物种提供更丰富多样的食源与栖息地,尤其可为一些单访花性昆虫提供较为丰富的觅食源,并为一些对环境敏感的传粉昆虫提供稳定的生存环境。景观中自然、半自然生境的存在能有效提高传粉昆虫的多样性与丰富度,从而提升作物的产量^[45-46]。农田-半自然生境互补机制是促使传粉昆虫在破碎化景观中得以续存的一种机制,并塑造了它们在农业景观中的时空分布格局^[44]。集约化的农业生产活动是造成传粉昆虫多样性丧失的主要原因,民权研究区是单一的平原地貌类型,属于典型的农业区,景观结构简单,加之土地过度开发、田块规模化、沟渠硬化等导致景观中自然、半自然生境消失严重,再加上农药化肥大量投入和单一化高品质种植,导致农业景观均质化、农业景观生物多样性减低^[43],但也有研究显示高强度集约化的农田景观可以通过“资源脉动”的形式为传粉昆虫提供超量的食源,从而促进传粉昆虫多度的迅速增高并向周边的非农生境扩散^[42, 47],民权研究区中存在大量膜翅目个体也验证了这一点。而在巩义研究区的农田多为梯田,斑块面积较小,并与大量的自然、半自然斑块镶嵌分布,景观组成的多样化保有了多样化的传粉昆虫(包括农田专性种与生境泛化种)^[7]。

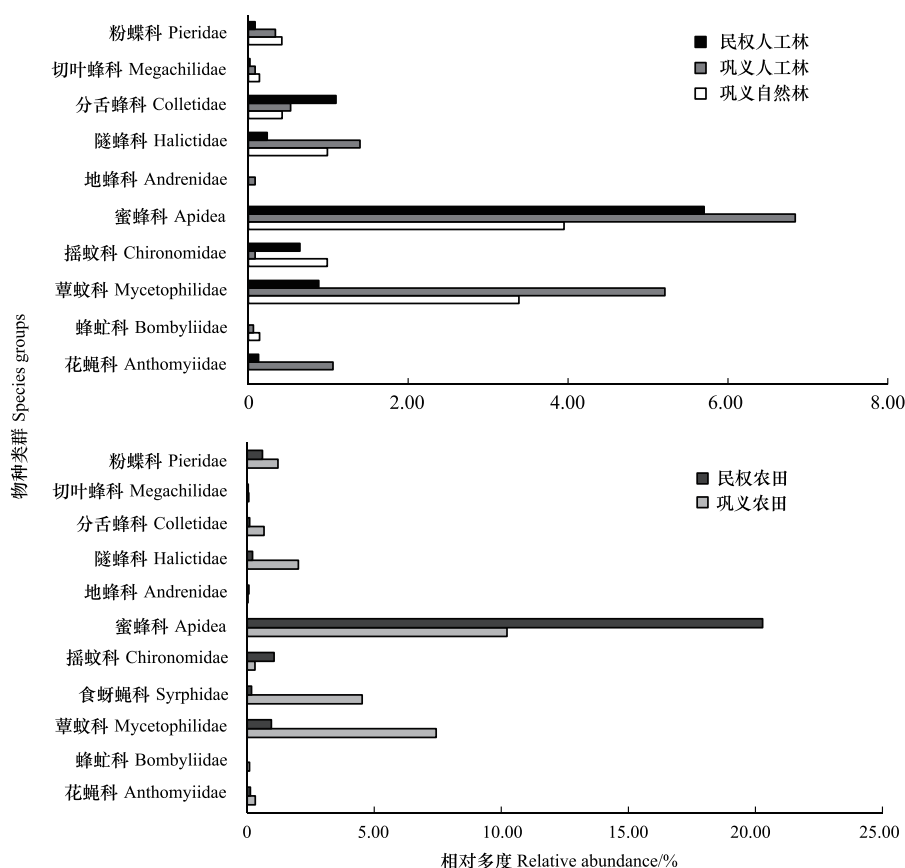


图4 不同生境中重要传粉昆虫多度分析

Fig.4 Analysis of important pollinators in different habitats

4.2 区域传粉服务的维持与保障

传粉是一项非常重要的生态系统服务,传粉昆虫提供的传粉服务引起的增产甚至要高于施用化肥与杀虫剂的效用^[48]。有研究指出:假设世界上所有传粉者全部消失,美国直接依靠昆虫传粉的作物产值在1996—2001年间减少了36亿美元,间接依靠昆虫传粉(所结的籽粒作为种子播种)的作物产值在1996—2004年间减少了34.5亿美元^[49]。国内学者同样评估了昆虫授粉对中国水果和蔬菜产生的经济价值,结果表明1961—2009年的49年之间,中国主要授粉昆虫蜜蜂蜂群数量增加了161%,水果和蔬菜种植面积增加了472%,产量增加了833%^[50]。因此创建传粉动物高度多样性的农业景观,尤其是增加传粉者功能组的多样性或者主要功能组内的物种数,是稳定和提高作物产量、保障粮食安全、恢复生态系统服务与功能、推动农业可持续发展的需要^[51-52]。为确保农业景观中传粉服务的稳定供给,传粉者的冗余和补充是需要的,最新的研究发现,尽管少量的优势种即能够完成50%甚至更高的传粉服务,但若想提供更高的传粉服务则需要更多的传粉者来提供余下的部分,包括一些偶见种^[53]。

中国授粉昆虫资源十分丰富,膜翅目、鳞翅目、双翅目和鞘翅目等中有众多昆虫均可为农作物授粉,其中膜翅目的蜂类昆虫在农作物授粉中占据主导地位^[50]。膜翅目作为自然界传粉昆虫中种类最多、数量最大的类群,其中蜜蜂类的传粉作用最为突出,这是由其形态特征和生理及行为上的特殊条件决定的,其幼虫期和成虫期对花粉及花蜜的需求,有较高的访花频率^[38]。蜜蜂科采集花粉的植物种类十分广泛,3种林地生境中,蜜蜂科都是数量最为密集且作用最为突出的存在。有研究证明,随着农田比例的增加,林地可以作为有利的自然生境维持较多的膜翅目等传粉昆虫^[54]。这也就解释了本研究中膜翅目蜜蜂科在自然林中的相对多度明显少于两个人工林生境:区域内人工林大多与农田相邻近,开花作物为蜜蜂科传粉昆虫提供大量觅食源。双

翅目蕈蚊科是双翅目长角亚目比较原始的传粉昆虫^[38]。对环境颜色敏感度较高,更趋向于在黑色和棕色环境中繁殖生存^[55];而巩义研究区斑块面积小但种类丰富,人工林,次生林以及灌丛生境类型丰富,更适宜蕈蚊科的生存、交配与繁殖。大多数食蚜蝇嗜食带有甜味的白色、黄色或紫色花,是农业景观中一种重要的传粉者^[56]。未来传粉者多样性和种群密度的维持是确保区域传粉服务持续稳定供给与农业持续发展的关键保障。

4.3 农业景观格局优化与传粉服务的维持

传粉服务的提供与维持离不开传粉者,多样化的植物(作物)需要多样化的传粉者来提供。植物与传粉者间是谁都离不开谁的一种“双赢”或“双输”的关系:植物需要传粉者完成其繁殖,传粉者需要植物提供食物及部分栖息地。景观中的农田斑块在特定时段对传粉者需求存在“爆发”特征,大量开花植物的集中开花一方面为传粉者提供了超量的食源,能有效的促进传粉者种群的迅速扩大^[42, 47],但同时也需要大量的传粉者同时出现才能完成作物所需的传粉服务。大量(丰富度与多度)传粉者在年际间的维持就显得尤为重要,在非作物花期传粉者多样性的维持就成为一种限制因素,此时自然、半自然生境的作用就显现出来了,现有大量的研究均发现,自然、半自然生境的丧失和景观格局的变化会引起传粉者的丧失与传粉服务的稳定性^[33, 57-58],而树篱以及人工构建的线状廊道有助于增加生境和提高生物多样性以及传粉者的增加和传粉的进行。通过在景观尺度上进行多样化作物的种植、构建花草带、树篱等方式在提高区域的景观异质性的同时,提高了物种 beta 多样性,保育了更多的传粉者,从而有利于传粉服务的提供^[59],如果在此基础上再能辅以合适的有机管理,则能更有效的促进传粉成功率^[60]。

5 建议

景观背景对生物多样性的影响是显著的,高水平的景观复杂度以及较好的生境连通性都能更好的维持生物多样性水平。增加景观中生境的连通性,以及农业景观中非农生境的组成异质性,调整不同生境之间的构型异质性,对景观进行合理的空间配置能够有效的增加生物多样性。优化景观组成和配置是实现农业景观生物多样性保护和维持农业景观生态功能的重要措施。

致谢:感谢徐海翔,李成蹊,郭豪杰,王美娜,洪振东,王猛猛等同学在野外数据采集过程中给予的帮助。

参考文献 (References):

- [1] Millennium Ecosystem Assessment. Ecosystems and Human Well-Being: Current State and Trends. Washington, DC, USA: Island Press, 2005.
- [2] Mace G M, Norris K, Fitter A H. Biodiversity and ecosystem services: a multilayered relationship. *Trends in Ecology & Evolution*, 2012, 27(1): 19-26.
- [3] Wood S A, Karp D S, DeClerck F, Kremen C, Naeem S, Palm C A. Functional traits in agriculture: agrobiodiversity and ecosystem services. *Trends in Ecology & Evolution*, 2015, 30(9): 531-539.
- [4] Lefcheck J S, Byrnes J E K, Isbell F, Gamfeldt L, Griffin J N, Eisenhauer N, Hensel M J S, Hector A, Cardinale B J, Duffy J E. Biodiversity enhances ecosystem multifunctionality across trophic levels and habitats. *Nature Communications*, 2015, 6: 6936.
- [5] Dainese M, Martin E A, Aizen M, Albrecht M, Bartomeus I, Bommarco R, Carvalheiro L G, Chaplin-Kramer R, Gagic V, Garibaldi L A, Ghazoul J, Grab H, Jonsson M, Karp D S, Kennedy C M, Kleijn D, Kremen C, Landis D A, Letourneau D K, Marini L, Poveda K, Rader R, Smith H G, Tschamke T, Andersson G K S, Badenhausser I, Baensch S, Bezerra A D M, Bianchi F J J A, Boreux V, Bretagnolle V, Caballero-Lopez B, Cavigliasso P, Cetkovic A, Chacoff N P, Classen A, Cusser S, da Silva e Silva F D, de Groot G A, Dudenhofer J H, Ekroos J, Fijen T, Franck P, Freitas B M, Garratt M P D, Gratton C, Hipolito J, Holzschuh A, Hunt L, Iverson A L, Jha S, Keasar T, Kim T N, Kishinevsky M, Klatt B K, Klein A, Krewenka K M, Krishnan S, Larsen A E, Lavigne C, Leire H, Maas B, Nesper M, Mallinger R E, Martinez E, Martinez-Salinas A, Meehan T D, Mitchell M G E, Molina G A R, Nilsson L, O'Rourke M, Peters M K, Plecas M, Potts S G, de L. Ramos D, Rosenheim J A, Rundlof M, Rusch A, Saez A, Scheper J, Schleuning M, Schmack J, Sciligo A R, Seymour C, Stanley D A, Stewart R, Stout J C, Sutter L, Takada M B, Taki H, Tamburini G, Tschumi M, Viana B F, Westphal C, Wilcox B K, Wratten S D, Yoshioka A, Zaragoza C, Zhang W, Zou Y, Steffan-Dewenter I. A global synthesis reveals biodiversity-mediated benefits for crop production. *bioRxiv*, 2019, [Preprint] <https://doi.org/10.1101/554170>.
- [6] Isbell F, Adler P R, Eisenhauer N, Fornara D, Kimmel K, Kremen C, Letourneau D K, Liebman M, Polley H W, Quijas S, Scherer-Lorenzen

- M. Benefits of increasing plant diversity in sustainable agroecosystems. *Journal of Ecology*, 2017, 105(4): 871-879.
- [7] 孙玉芳, 李想, 张宏斌, 陈宝雄, 李奎奎, 刘云慧, 宇振荣. 农业景观生物多样性功能和保护对策. *中国生态农业学报*, 2017, 25(7): 993-1001.
- [8] Kremen C, Williams N M, Aizen M A, Gemmill-Herren B, LeBuhn G, Minckley R, Packer L, Potts S G, Roulston T, Steffan-Dewenter I, Vázquez D P, Winfree R, Adams L, Crone E E, Greenleaf S S, Keitt T H, Klein A M, Regetz J, Ricketts T H. Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecology Letters*, 2007, 10(4): 299-314.
- [9] Klatt B K, Holzschuh A, Westphal C, Clough Y, Smit I, Pawelzik E, Tschamtk T. Bee pollination improves crop quality, shelf life and commercial value. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2014, 281(1775): 20132440.
- [10] Butchart S H M, Walpole M, Collen B, van Strien A, Scharlemann J P W, Almond R E A, Baillie J E M, Bomhard B, Brown C, Bruno J, Carpenter K E, Carr G M, Chanson J, Chenery A M, Csirke J, Davidson N C, Dentener F, Foster M, Galli A, Galloway J N, Genovesi P, Gregory R D, Hockings M, Kapos V, Lamarque J F, Leverington F, Loh J, McGeoch M A, McRae L, Minasyan A, Hernandez Morcillo M, Oldfield T E E, Pauly D, Quader S, Revenga C, Sauer J R, Skolnik B, Spear D, Stanwell-Smith D, Stuart S N, Symes A, Tierney M, Tyrrell T D, Vie J C, Watson R. Global biodiversity: indicators of recent declines. *Science*, 2010, 328(5982): 1164-1168.
- [11] Potts S G, Biesmeijer J C, Kremen C, Neumann P, Schweiger O, Kunin W E. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology & Evolution*, 2010, 25(6): 345-353.
- [12] González-Varo J P, Biesmeijer J C, Bommarco R, Potts S G, Schweiger O, Smith H G, Steffan-Dewenter I, Szentgyörgyi H, Woyciechowski M, Vilà M. Combined effects of global change pressures on animal-mediated pollination. *Trends in Ecology & Evolution*, 2013, 28(9): 524-530.
- [13] Vanbergen A J, the Insect Pollinators Initiative. Threats to an ecosystem service: pressures on pollinators. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2013, 11(5): 251-259.
- [14] FAO. The State of the World's Biodiversity for Food and Agriculture. Rome: FAO, 2019.
- [15] Fahrig L, Baudry J, Brotons L, Burel F G, Crist T O, Fuller R J, Sirami C, Siriwardena G M, Martin J L. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters*, 2011, 14(2): 101-112.
- [16] Reynolds C, Fletcher R J Jr, Carneiro C M, Jennings N, Ke A, LaSalle M C, Lukhele M B, Mamba M L, Sibiya M D, Austin J D, Magagula C N, Mahlaba T, Monadjem A, Wisely S M, McCleery R A. Inconsistent effects of landscape heterogeneity and land-use on animal diversity in an agricultural mosaic: a multi-scale and multi-taxon investigation. *Landscape Ecology*, 2018, 33(2): 241-255.
- [17] 傅伯杰, 吕一河, 陈利顶, 苏常红, 姚雪玲, 刘宇. 国际景观生态学研究新进展. *生态学报*, 2008, 28(2): 798-804.
- [18] Rundlöf M, Edlund M, Smith H G. Organic farming at local and landscape scales benefits plant diversity. *Ecography*, 2010, 33(3): 514-522.
- [19] Bright J A, Morris A J, Field R H, Cooke A I, Grice P V, Walker L K, Fern J, Peach W J. Higher-tier agri-environment scheme enhances breeding densities of some priority farmland birds in England. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2015, 203: 69-79.
- [20] Kross S M, Kelsey T R, McColl C J, Townsend J M. Field-scale habitat complexity enhances avian conservation and avian-mediated pest-control services in an intensive agricultural crop. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2016, 225: 140-149.
- [21] Tschamtk T, Sekercioglu C H, Dietsch T V, Sodhi N S, Hoehn P, Tylianakis J M. Landscape constraints on functional diversity of birds and insects in tropical agroecosystems. *Ecology*, 2008, 89(4): 944-951.
- [22] Dainese M, Luna D I, Sitzia T, Marini L. Testing scale-dependent effects of seminatural habitats on farmland biodiversity. *Ecological Applications*, 2015, 25(6): 1681-1690.
- [23] Fischer C, Gayer C, Kurucz K, Riesch F, Tschamtk T, Batúry P. Ecosystem services and disservices provided by small rodents in arable fields: effects of local and landscape management. *Journal of Applied Ecology*, 2018, 55(2): 548-558.
- [24] Mendes E S, Fonseca C, Marques S F, Maia D, Pereira M J R. Bat richness and activity in heterogeneous landscapes: guild-specific and scale-dependent? *Landscape Ecology*, 2017, 32(2): 295-311.
- [25] 范敏, 彭羽, 王庆慧, 米凯, 卿凤婷. 景观格局与植物多样性的关系及其空间尺度效应——以浑善达克沙地为例. *生态学报*, 2018, 38(7): 2450-2461.
- [26] 黎健龙, 唐劲驰, 黎秀娣, 唐颖, 黎华寿. 周边不同生境条件对茶园蜘蛛群落及叶蝉种群时空结构的影响. *生态学报*, 2014, 34(9): 2216-2227.
- [27] Krauss J, Bommarco R, Guardiola M, Heikkinen R K, Helm A, Kuussaari M, Lindborg R, Öckinger E, Pärtel M, Pino J, Pöry J, Raatikainen K M, Sang A, Stefanescu C, Teder T, Zobel M, Steffan-Dewenter I. Habitat fragmentation causes immediate and time-delayed biodiversity loss at different trophic levels. *Ecology Letters*, 2010, 13(5): 597-605.
- [28] Gabriel D, Sait S M, Hodgson J A, Schmutz U, Kunin W E, Benton T G. Scale matters: the impact of organic farming on biodiversity at different spatial scales. *Ecology Letters*, 2010, 13(7): 858-869.
- [29] García D, Zamora R, Amico G C. The spatial scale of plant-animal interactions: effects of resource availability and habitat structure. *Ecological Monographs*, 2011, 81(1): 103-121.
- [30] Chocron R, Flather C H, Kadmon R. Bird diversity and environmental heterogeneity in North America: a test of the area-heterogeneity trade-off. *Global Ecology and Biogeography*, 2015, 24(11): 1225-1235.
- [31] Schuler M S, Chase J M, Knight T M. Habitat size modulates the influence of heterogeneity on species richness patterns in a model zooplankton community. *Ecology*, 2017, 98(6): 1651-1659.

- [32] Chaplin-Kramer R, O'Rourke M E, Blitzer E J, Kremen C. A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity. *Ecology Letters*, 2011, 14(9): 922-932.
- [33] Tschamtk T, Tylianakis J M, Rand T A, Didham R K, Fahrig L, Batary P, Bengtsson J, Clough Y, Crist T O, Dormann C F, Ewers R M, Frund J, Holt R D, Holzschuh A, Klein A M, Kleijn D, Kremen C, Landis D A, Lurance W, Lindenmayer D, Scherber C, Sodhi N, Steffan-Dewenter I, Thies C, van der Putten W H, Westphal C. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biological Reviews*, 2012, 87(3): 661-685.
- [34] Jonsson M, Straub C S, Didham R K, Buckley H L, Case B S, Hale R J, Gratton C, Wratten S D. Experimental evidence that the effectiveness of conservation biological control depends on landscape complexity. *Journal of Applied Ecology*, 2015, 52(5): 1274-1282.
- [35] Neokosmidis L, Tscheulin T, Devallez J, Petanidou T. Landscape spatial configuration is a key driver of wild bee demographics. *Insect Science*, 2018, 25(1): 172-182.
- [36] 蔡邦华. 昆虫分类学(修订版). 北京:化学工业出版社, 2015.
- [37] 郑乐怡, 归鸿. 昆虫分类(上下). 南京:南京师范大学出版社, 1999.
- [38] 郭柏寿, 杨继民, 许育彬. 传粉昆虫的研究现状及存在的问题. *西南农业学报*, 2001, 14(4): 102-108.
- [39] 龚燕兵, 黄双全. 传粉昆虫行为的研究方法探讨. *生物多样性*, 2007, 15(6): 576-583.
- [40] 段美春, 刘云慧, 王长柳, Axmacher J C, 李良涛, 宇振荣. 坝上地区不同海拔农田和恢复半自然生境下尺蛾多样性. *应用生态学报*, 2012, 23(3): 785-790.
- [41] 卢训令, 梁国付, 汤茜, 丁圣彦. 农业景观非农生境植物多样性及其影响因素. *生态学报*, 2018, 38(5): 1799-1809.
- [42] Holzschuh A, Dormann C F, Tschamtk T, Steffan-Dewenter I. Mass-flowering crops enhance wild bee abundance. *Oecologia*, 2013, 172(2): 477-484.
- [43] 刘云慧, 张鑫, 张旭珠, 段美春. 生态农业景观与生物多样性保护及生态服务维持. *中国生态农业学报*, 2012, 20(7): 819-824.
- [44] 李良涛, 王浩源, 宇振荣. 农田边界植物多样性与生态服务功能研究进展. *中国农学通报*, 2018, 34(19): 26-32.
- [45] Brosi B J, Armsworth P R, Daily G C. Optimal design of agricultural landscapes for pollination services. *Conservation Letters*, 2008, 1(1): 27-36.
- [46] Winfree R, Williams N M, Gaines H, Ascher J S, Kremen C. Wild bee pollinators provide the majority of crop visitation across land-use gradients in New Jersey and Pennsylvania, USA. *Journal of Applied Ecology*, 2008, 45(3): 793-802.
- [47] González-Varo J P, Vilà M. Spillover of managed honeybees from mass-flowering crops into natural habitats. *Biological Conservation*, 2017, 212: 376-382.
- [48] Motzke I, Tschamtk T, Wanger T C, Klein A M. Pollination mitigates cucumber yield gaps more than pesticide and fertilizer use in tropical smallholder gardens. *Journal of Applied Ecology*, 2015, 52(1): 261-269.
- [49] Garibaldi L A, Aizen M A, Klein A M, Cunningham S A, Harder L D. Global growth and stability of agricultural yield decrease with pollinator dependence. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, 108(14): 5909-5914.
- [50] 安建东, 陈文锋. 中国水果和蔬菜昆虫授粉的经济价值评估. *昆虫学报*, 2011, 54(4): 443-450.
- [51] 戴漂漂, 张旭珠, 刘云慧. 传粉动物多样性的保护与农业景观传粉服务的提升. *生物多样性*, 2015, 23(3): 408-418.
- [52] Albrecht M, Schmid B, Hautier Y, Müller C B. Diverse pollinator communities enhance plant reproductive success. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2012, 279(1748): 4845-4852.
- [53] Winfree R, Reilly J R, Bartomeus I, Cariveau D P, Williams N M, Gibbs J. Species turnover promotes the importance of bee diversity for crop pollination at regional scales. *Science*, 2018, 359(6377): 791-793.
- [54] 王润, 丁圣彦, 卢训令, 宋博. 黄河中下游农业景观异质性对传粉昆虫多样性的多尺度效应——以巩义市为例. *应用生态学报*, 2016, 27(7): 2145-2153.
- [55] 王占霞, 范凡, 王忠燕, 韩艳华, 杨小凡, 魏国树. 环境颜色对韭菜迟眼蕈蚊生物学特性的影响. *昆虫学报*, 2015, 58(5): 553-558.
- [56] 成新跃. 食蚜蝇. *生物学通报*, 2004, 39(2): 9-12, 63-63.
- [57] Moreira E F, Boscolo D, Viana B F. Spatial heterogeneity regulates plant-pollinator networks across multiple landscape scales. *PLoS One*, 2015, 10(4): e0123628.
- [58] Chateil C, Porcher E. Landscape features are a better correlate of wild plant pollination than agricultural practices in an intensive cropping system. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2015, 201: 51-57.
- [59] Kovács-Hostyánszki A, Espíndola A, Vanbergen A J, Settele J, Kremen C, Dicks L V. Ecological intensification to mitigate impacts of conventional intensive land use on pollinators and pollination. *Ecology Letters*, 2017, 20(5): 673-689.
- [60] Andersson G K S, Ekroos J, Stjernman M, Rundlöf M, Smith H G. Effects of farming intensity, crop rotation and landscape heterogeneity on field bean pollination. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2014, 184: 145-148.