

杂草生防作用物对本土生物群落的影响

李保平* ,孟 玲

(南京农业大学植物保护学院 ,南京 210095)

摘要 :传统生物防治是治理外来入侵杂草危害切实可行的有效策略和途径 ,近来对传统生物防治的批评主要集注于 ,引进的生防作用物攻击威胁本土非靶标生物。引进的生防作用物可能对本土非靶标生物产生直接和间接影响 ,这类影响通过不同营养级生物之间的取食关系 ,以及通过同一营养级内生物间的竞争关系 ,而影响本土非靶标生物群落。列举若干杂草生物防治案例对以上影响方式及其发生途径进行了评述。就防范杂草生防作用物对非靶标生物的负面影响 ,提出了以下对策 : (i)把引进天敌防治外来入侵生物作为最后的有效手段 ; (ii)适当增加对非靶标生物潜在影响的生态学评估 ; (iii)选择寄主专一性强而且能有效控制靶标杂草的天敌 ; (iv)加强对杂草传统生物防治的生态学研究。

关键词 :入侵生物学 ,生物防治 ,生防作用物 ,入侵杂草 ,非靶标影响 ,生态风险评估

文章编号 :1000-0933 (2007)08-3513-07 中图分类号 :Q968 文献标识码 :A

Non-target impacts of weed biological control agents on native community and safeguard approaches

LI Bao-Ping* , MENG Ling

Faculty of Plant Protection , Nanjing Agricultural University , Nanjing 210095 , China

Acta Ecologica Sinica 2007 27 (8) 3513 ~ 3520.

Abstract : The classical biological control is a viable , effective approach to the management of alien invasive weeds. Recent criticisms of weed biological control have mainly centered on non-target impacts , the negative effects of biological control agents on species other than the targeted weed. These non-target impacts include both direct and indirect effects on native organisms due to changes in competition within trophic levels and changes in exploitation relationship between trophic levels in food webs. In this paper , we examined a wide range of weed biological control cases and discussed in detail the possible pathways to non-target impacts of biological control agents. In order to increase the ecological safety of weed biological control practices , we proposed to : (i) use imported natural enemies only as a last resort in fight against some of the most damaging exotic pests ; (ii) consider only highly host-specific and highly effective biological control agents ; (iii) conduct careful risk assessment of biological control agents before release , being particularly alert to their potential ecological impacts on non-target native organisms ; and (iv) highly prioritize the need for taking ecology to the heart in biological control of weeds both in research and in application.

Key Words : invasion biology ; biological control agents ; alien invasive weeds ; non-target effects ; ecological risk

基金项目 :国家重点基础研究发展计划资助项目 (2002CB111407) ;国家自然科学基金资助项目 (30470295)

收稿日期 :2006-02-15 ;修订日期 :2007-05-24

作者简介 :李保平 (1961 ~) ,男 ,甘肃民勤县人 ,教授 ,从事入侵生物和生物防治研究。

* 通信作者 Corresponding author. E-mail :lbp@njau.edu.cn

Foundation item :The project was financially supported by National Key Research Project , China (No. 2002CB111400) and the Natural Science Foundation of China (No. 30470295)

Received date 2006-02-15 ; **Accepted date** 2007-05-24

Biography LI Bao-Ping , Professor , mainly engaged in ecology and biological control.

植物入侵对全球生物多样性以及日益紧密联系的全球经济带来了巨大的问题^[1]。在美国每年外来入侵杂草给农作物造成的损失约为 234 亿美元^[2]。我国主要农林外来入侵植物共有 188 种(隶属 38 科),其中(区域性)恶性杂草 23 种,对我国农作物生产、果园、草坪、环境和生物多样性等造成了严重危害^[3]。

外来入侵杂草一旦定殖并扩散蔓延是难以根除的。入侵农田、果园和树林的外来杂草可能采取化学或物理的方法进行有效防治^[4-5],但对于入侵自然生态系统的外来杂草采取上述方法则既不可行也难以奏效。外来杂草在入侵地泛滥成灾可能有两个原因,一是缺乏专门的植食者(主要是昆虫),二是缺乏有力的竞争植物^[6]。如果是前者,则从外来入侵杂草的原产地引入专食性植食昆虫(或病原菌)就可能有效地控制外来入侵杂草的危害。在过去 100 多年的生物防治实践中,全世界为防治 133 种外来入侵杂草引进了 352 种天敌^[7],其中有 41 种杂草的危害至少在一个国家被引进的昆虫和病原菌成功地控制^[8]。实践证明,从原产地引进专食性天敌防治外来入侵杂草是一条切实可行的有效而持续控制外来入侵杂草的途径^[9-10]。但近年来,随着人们对自然生态系统服务功能认识的深入和保护的关注,加之报道了几起引进的天敌攻击本土非靶标生物的案例^[11-12],首先一些自然保护学家对引进外来天敌对本土非靶标物种的潜在风险提出警示,并对传统生物防治实践提出质疑^[13-14],后来大多数杂草生物防治工作者也对此类风险予以了高度关注^[15-16]。本文将就杂草生物防治中引进的生防天敌(主要是植食性昆虫)对本土物种的潜在影响进行分析,并提出必要的对策。

1 杂草传统生物防治对本土生物群落的潜在影响

在 100 多年杂草传统生物防治实践中,除在早期未注意到引进天敌的潜在风险外,一直特别注重引进的天敌对本土植物的潜在危险,对潜在天敌进行严格的寄主专一性测定构成了全部评估工作的重要内容,旨在筛选出对靶标杂草寄主专一(单食性或寡食性)的生防天敌,从而尽可能避免对本土非靶标植物的取食为害^[17-19]。

但由于严格的单食性天敌实际上难以找到,即使找到,引进的杂草生防天敌仍然可能会以不同的方式、不同程度地影响本土非靶标生物群落。因为群落中存在着复杂的直接和间接互作关系,最简单的是两物种间的直接互作,包括竞争、捕食、寄生、共生等;间接互作包括两个以上物种,其中 1 物种通过第 2 个物种影响第 3 或其他物种^[20]。概括起来,对本土非靶标生物群落的影响,根据影响方式可以分为直接影响和间接影响,根据这些影响在群落内发生的途径,可以分为同一营养级内竞争和不同营养级之间的取食(图 1)。

2 引进的杂草生防天敌对本土非靶标生物的直接影

杂草生防天敌对本土非靶标生物的直接影,是指与本土生物之间发生了直接的取食或利用关系。具体可能存在两种情形,一是引进的天敌攻击本土非靶标植物,二是引进的天敌被本土生物取食或利用。

2.1 引进的天敌攻击本土非靶标植物

造成这种影响的原因通常有以下几种:

(1)早期生防实践中忽视寄主专一性测定。例如,入侵杂草马缨丹(*Lantana camara*)生防项目中,引进的 2 种天敌攻击非靶标植物,其原因在于 20 世纪 50 年代开始在夏威夷做的寄主专一性测定过于简单,后来引入澳大利亚和非洲时沿用了夏威夷的测定结果^[21]。

(2)在引进前的寄主专一性测定中,预测到可能会取食靶标杂草的本土近缘植物,但由于喜好程度低而推测影响很小(在靶标杂草存在的情况下),或未预料到天敌会扩散到靶标杂草很少或没有靶标杂草的其他地方(因为通常不测定天敌的扩散能力)。Louda 等对北美的菊科(Compositae)、菊苣族(Cynareae)中几种入侵杂草生防案例的多年研究,提供了一个很有价值的典型案例^[22]。北美于 20 世纪 60 年代从杂草原产地欧洲引进花头象甲 *Rhinocyllus conicus* Frol,虽然根据释放前的寄主专一性测定结果预测,该天敌可能会攻击近缘的非靶标植物,但估计影响不大,所以未详细评估其潜在的生态风险;释放后于 20 世纪 80 年代发现,该天敌不仅取食靶标杂草,而且取食北美本土的几种菊属(*Cirsium*)植物,其中 3 种菊是二类濒危植物。于 20 世

纪 50 年代南美洲小安的列斯群岛国家引进仙人掌蛾蛾 *Cactobalstis cactorum* 防治入侵有害植物仙人掌 *Opuntia spp.* , 但该天敌扩散到美国佛罗里达州基思岛 , 严重威胁当地本土仙人掌 *O. spinosissima* [23] 。

(3) 常规的寄主专一性测定由于检疫要求通常在室内进行 , 而受控实验条件与释放到野外后的环境条件存在很大差异 , 从而得出了不准确的预测结论。影响室内寄主专一性测定的因素有很多 , 其中主要是行为和生理因素 , 对此提出了一些解决方法 [24] 。

(4) 在寄主范围测定中 , 遗漏了风险很高的非靶标植物。由于常规的选择测试植物原则是 , 某作物 (植物) 是否安全 , 所以须测试的植物范围太广 , 包括与靶标杂草在亲缘关系、形态、化学组分 (主要是次生化学物质) 、物候发生等方面接近或相似的所有植物 , 以及当地重要的经济作物和生态上重要的植物 (如濒危植物) [25-26] 。而实际上由于能力所限只能选择测试其中部分植物 , 而这样的选择因人而异 , 故有可能遗漏高风险植物。因此 , 在选择测试植物时应确保不遗漏风险最大的植物 , 对此 , Briese 等 [27-28] 提出改进传统的离心系统发育检验法 , 并以此为标准来选择测试植物 , 即首先根据与靶标杂草的系统发育亲缘程度 (即系统发育支序图上的姐妹群近度) 来确定候选植物范围 , 然后再根据生物地理重叠程度、生态相似性、经济或生态重要性来进一步选择测试植物。但在应用该方法时仍需根据具体情况作一些调整 [24] 。

(5) 引进的天敌在新的环境中发生了遗传变异 , 转而攻击非寄主植物 , 即发生了所谓的 “快速进化” [29] , 从而导致寄主转移或寄主扩展 [30] 。但迄今报道的几例所谓的寄主转移 (或寄主扩展) 未必确实发生了进化 , 而只是在原本可能利用的寄主范围内取食或产卵于原来未测定的新寄主 , 故用 “寄主替代” (host substitution) 一词更为确切 [31] 。例如 , 在研究来自北美的寡食性广聚萤叶甲 (*Ophraella communa*) 的寄主范围中发现 , 少数个体可以在菊芋 (*Helianthus tuberosus*) 上完成幼虫发育 , 但从未报道过菊芋是其寄主 , 根据在美国和日本的测定 , 它可以在与菊芋同属的向日葵 (*H. annuus*) 上完成个体发育 ; 所以 , 利用菊芋应该是可能的 , 只是以前从未测定过菊芋 , 因此可能并未发生快速进化 , 只是一种预适应现象 [32] 。

2.2 引进的天敌被本土生物取食或利用

引进的天敌成为本土寄生性或 (和) 捕食性天敌的寄主或猎物 , 从而改变了本土植食性昆虫与其天敌种群的动态平衡关系 , 使本土植食性昆虫种群由于摆脱了天敌的抑制而可能迅速扩张 , 即发生了所谓的 “共享捕食” (shared predation) 现象。例如 , 引入北美防治斑点矢车菊的两种造瘿卷蛾 *Uurophora affinis* 和 *U. quadrifaciata* 个体数量非常大 , 被许多本土动物所利用 , 在防治区取食该卷蛾的鹿鼠 (*Peromyscus maiculatus*) 种群数量几倍于非防治区 [33] , 由鹿鼠传播的新诺比病毒 (Sin Nombre) 也成倍增长 , 该病毒感染人后引起肺部疾病 [34] 。在杂草生防实践中 , 引进的天敌时常受到本土寄生性天敌的攻击 , 其中双翅目植食性昆虫受到本土寄生性天敌攻击的比例最高 (36%) , 如为防治紫茎泽兰 *Eupatorium adenophorum* Spreng 而引进的泽兰实蝇 *Procecidochares utilis* , 在印度、南非、新西兰和澳大利亚受到本土寄生蜂的严重寄生 [35] ; 在云南的调查也发现了 3~4 种寄生蜂寄生泽兰实蝇 , 寄生率最高约达 30% , 推测这些寄生蜂的本土寄主将不同程度地受到影响 , 但有待研究确证。

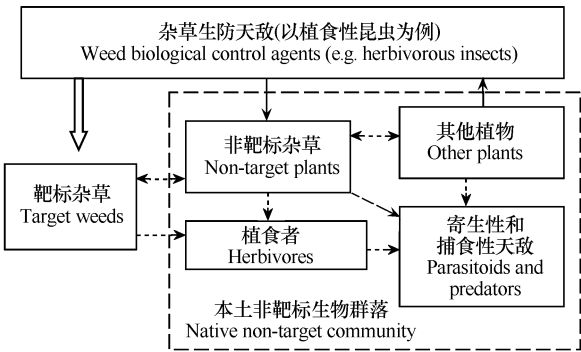


图 1 杂草传统生物防治对本土非靶标生物群落的潜在影响

Fig. 1 Potential non-target effects of weed biological control agents on native community

空心箭头表示对靶标杂草的控制 ; 实心箭头表示对本土非靶标植物的直接影响 ; 虚线箭头表示对本土非靶标生物的间接影响 ; 双箭头表示同营养级内的竞争关系 , 单箭头表示不同营养级之间的取食关系 (或剥削关系) ; 箭头方向表示互作的方向 The empty arrow indicates the control of target weeds and solid arrows indicates direct effects on native plants , while broken arrows indicates indirect effects. Bi-directional arrows indicates competition within trophic levels while directional arrows indicates feeding or exploitation between trophic levels. Arrow direction indicates direction of interaction

3 引进的杂草生防天敌对本土非靶标生物的间接影响

预测杂草生防天敌对非靶标生物的间接影响,是生态学和生物防治工作者面临的严峻挑战^[15,36],其主要原因在于,在常规的杂草生防实践中,较少或不评估对非靶标生物的间接影响,因为这种评估涉及到比较复杂的种间关系,需要更大的投入和更长的时间,而且往往在实验室环境内(处于检疫安全考虑)难以模拟与引入地相似的环境条件,大多数情况下只能根据实验室研究结果做出推测。

虽然不同学者根据群落生态学原理和方法,先后提出了若干围绕引进的天敌的间接互作关系模块^[34,37],但概括起来对本土非靶标生物群落的间接影响,主要发生在两类种间关系中,即不同营养级之间的取食关系和同一营养级内的竞争关系(图1)。

3.1 不同营养级之间的取食关系

引进的生防天敌可能通过两条途径间接影响本土非靶标生物,一是通过靶标杂草,二是通过本土非靶标植物。

(1)通过靶标杂草产生的间接影响 当本土生物依赖靶标杂草时,即发生了所谓的“生态替代”(ecological displacement)现象,如果引进的天敌成功地抑制靶标杂草种群数量后,以靶标杂草为生的本土生物将受到很大影响^[34]。并且这种影响还可能通过食物链影响其他本土天敌生物。例如,怪柳 *Tamarix* spp. Linn. 从 1800 年晚期开始入侵美国西南部河流的河岸生态系统,取代了本地植物,形成单优植物群落,经过多年的研究和评估认为,只有利用传统生防方法才能控制其为害、恢复本土植被。但濒危物种西南柳鹀 *Empidonax trailii extimus* 在局部地区的怪柳上筑巢,野生动物保护者担心,一旦怪柳种群减少,这种鸟的生存将受到威胁^[38]。问题的关键是,本土植被恢复后,这些依赖靶标杂草的生物是否恢复利用原来的本土植物。在存在生态替代的情况下,虽然其他防治方法同样可能对本土生物产生负面影响^[39],但生物防治与其他防治方法的重要不同之处在于其不可逆性,即天敌一旦引进,就不可收回。而且即使其他防治方法也产生非靶标影响,也不能成为生物防治忽视对非靶标效应的理由,因为这是所有防治方法都必须面对的问题^[40]。

(2)通过本土非靶标植物产生的间接影响 如果引进的杂草天敌攻击本土非靶标植物,则以该非靶标植物为生的本土植食者将受到影响,并可能通过食物链或跨食物链影响到更高营养级的天敌生物(如寄生蜂)。例如,美国北卡罗来罗那州于 1990 年引进一种象甲防治草原上的外来杂草蓟,但由于它取食本土蓟 *Cirsium horridulum*,而威胁到以该植物为食的专食性蝴蝶 *Calephelis virginienensis* 的生存^[13]。

3.2 同一营养级内的竞争关系

引进的生防天敌可能通过两条途径间接影响本土非靶标生物,一是通过靶标杂草,二是通过本土非靶标植物。

(1)通过靶标杂草产生的间接影响

引进杂草天敌的取食可能诱使靶标杂草产生补偿反应,如相对生长率提高、化感反应增强,从而增强与其他本土植物的相对竞争力,使本土非靶标植物受到不利影响^[34]。这种情况只有当引进的天敌控制能力较弱时才可能发生。例如,美国为防治斑点矢车菊引进的卷蛾 *Agapeta zoegana* L. 并未抑制靶标杂草的生长,反而引起邻近的爱达荷羊茅 *Festuca idahoensis* Elmer 生物量降低、生殖力减弱^[41,42]。但如果引进的天敌控制能力很弱,其自身的数量未必很大,故即使对非靶标植物造成影响,影响程度也不大^[39]。

(2)通过本土非靶标植物产生的间接影响

当引进的杂草天敌直接攻击本土非靶标植物时,该非靶标植物数量的减少必定会改变与其邻近其他本土植物的竞争格局,从而可能影响其他本土非靶标植物及其高一营养级生物。有关这种影响的杂草生防案例还有待研究揭示。

4 防范杂草生物防治对非靶标生物不利影响的对策

杂草生物防治的潜在生态风险是固有的,但并非不需要生物防治。虽然迄今出现的威胁非靶标物种的案例很少^[21,43],但为了使生物防治在外来入侵杂草防治中发挥更大的作用,必须完善现有的风险评估内容和方

法 ,努力规避可能出现的负面影响。在此建议采取以下对策。

(1) 在鼓励运用生物防治方法对付外来入侵杂草危害的同时 ,对杂草生防实践进行必要的规范 ,慎重使用生物防治手段。不当的天敌引进虽然与生物入侵的重大问题相比微不足道 ,但可能会招致对生物防治的抵触 ,使其失去公信力和应有的强势地位。因此 ,建议 : (a) 把引进天敌作为对付某些外来入侵杂草危害的最后对策^[44] ; (b) 摒弃同时引进多个天敌任其接受自然选择的做法^[45] ,虽然同时引进多个天敌的问题在害虫生物防治中比较突出 ,但杂草生物防治中也存在不少几乎同时引进两种天敌的实例^[7] ; (c) 当引进地存在与靶标杂草近缘的重要植物时 ,应慎重引进天敌 ,因为生物防治实践^[9,43]和生态学理论^[46]均证明 ,杂草天敌的寄主扩散和转移均发生在近缘植物内 ,例如 ,在美国怪柳 *Tamarix* spp. 生物防治风险评估中 ,由于怪柳属在原产地的近缘植物均不在美国分布 ,因此发生寄主转移的可能性极低 ,实施生物防治的风险大大降低^[38]。

(2) 增加对候选天敌风险评估的内容 ,即在常规的寄主范围测定基础上 ,适当增加对非靶标生物潜在影响的生态学评估^[11,47]。

(3) 选择寄主专一性强而且能有效控制靶标杂草的天敌。尽管间接非靶标影响很难预测 ,但如果选用寄主专一性强的天敌 ,则所有这些影响就仅仅涉及引进的天敌与靶标杂草互作关系的性质与程度^[34]。由于新近理论研究表明 ,中度水平的控制效果可能给非靶标生物带来最大的风险^[37] ,故应该重视对天敌的有效性测定。对此 ,McClay and Balciunas^[48]运用 “安娜卡列琳娜原理”对天敌释放前有效性评价进行了有益的探索。

(4) 加强对杂草传统生物防治的生态学研究。生态学研究在利用天敌控制有害生物实践中已经发挥了重要的作用^[49] ,现在应该在预测天敌对非靶标生物的潜在影响中发挥同样的理论指导作用。利用群落生态学原理和方法来研究生防作用物对非靶标生物及其群落的影响的实证研究虽然才刚刚开始 ,但已获得了很有价值的资料^[11,50]。我国从 20 世纪 80 年代开始引进天敌防治外来入侵杂草 ,迄今 ,为防治 4 种外来入侵杂草已引进释放 5 种植食性昆虫^[10] ,另有 1 种无意传入的豚草潜在天敌^[51]。虽然大部分天敌在引进前通过了寄主专一性测定的筛选 ,但过去对非靶标效应的评估重视不够 ,而且大部分天敌释放距今已 20 a 或接近 20 a ,其在野外的种群动态、对非靶标生物的影响等等生态学问题几乎毫无所知 ,故急待开展这些天敌其对本土非靶标生物群落影响的生态学研究。

References :

[1] Mack R N. Assessing the extent , status , and dynamism of plant invasions : current and emerging approaches. In : Mooney H A and Hobbs R , eds. Invasive species in a changing world. Washinton DC : Island Press , 2000. 141 — 170.

[2] Pimental D , Lach L , Zuniga R , Morrison D. Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. BioScience , 2000 , 50 : 53 — 56.

[3] Guo J Y , Wan F H. Appendix 1 List of Invasive Alien Weeds in Agriculture and Forestry. In : Wan F H , Zheng X P and Guo J Y , eds. Biology and Management of Invasive Alien Species in Agriculture and Forestry. Beijing : Academic Press , 2005. 769 — 798.

[4] Xie Z Q , Chen Z G , Fan D Y , et al. Global Consequences and control strategies of biological invasion. Chin. J. Appl. Ecol. 2003 , 14 : 1795 — 1798.

[5] Qiang S , Cao X Z. Harmfulness of exotic weeds in China and for their management. Biodiversity Science , 2001 9 : 188 — 195.

[6] Myers J H , Bazely D. Ecology and Control of Introduced Plants. London : Cambridge University Press , 2003.

[7] Julien M H , Griffiths M W. Biological control of weeds : a World Catalog of Agents and their Target Weeds. London : CAB International. 1998.

[8] McFadyen R E C. Successes in Biological Control of Weeds. In : Spencer N R. ed. Proceedings of the X International Symposium on Biological Control of Weeds. Bozeman , Montana , USA : Montana State University , 2000. 3 — 14.

[9] McFadyen R E C. Biological Control of Weeds. Ann. Rev. Entomol , 1998 , 43 : 369 — 93.

[10] Ma R Y , Wang R , Ding J Q. Classical biological control of exotic weeds. Acta Ecologica Sinica , 2003 23 : 2677 — 2688.

[11] Louda S M , Kendall D , Connor , et al. Ecological Effects of an Insect Introduced for the Biological Control of Weeds. Science , 1997 , 277 : 1088 — 1090.

[12] Howarth F J. Environmental impacts of classical biological control. Annual Review of Entomology , 1991 , 36 : 485 — 509.

[13] Simberloff D , Stiling P. Risks of Species Introduction for Biological Control. Bio. Conserv. , 1996 , 78 : 185 — 192.

- [14] Simberloff D, Stiling P. How risky is biological control? *Ecology*, 1996, 77: 1965—1974.
- [15] Wainberg E, Scott J K and Quimby P C. Evaluating Indirect Ecological Effects of Biological Control. London: CABI Publishing, 2001.
- [16] Carruthers R I, Antonio C M. Science and decision making in biological control of weeds: Benefits and risks of biological control. *Biological Control*, 2005, 35: 181—182.
- [17] Zwöfer H, Harris P. Host specificity determination of insects for biological control of weeds. *Ann. Rev. Entomol.*, 1971, 16: 159—178.
- [18] Blossey B. Host specificity screening of insect biological weed control agents as part of an environmental risk assessment. In: Hokkanen H M. ed. *Biological Control: Benefits and Risks*. London: Cambridge University Press. 1995, 84—89.
- [19] Wan F H, Ye Z C, Harris P. General Methods of Risk Assessment of Biological Control Agents. *Chin. J. Biol. Control*, 1997, 13: 37—41.
- [20] Menge B A. Indirect effects in marine rocky intertidal interaction webs: patterns and importance. *Ecological Monograph*, 1995, 65: 21—74.
- [21] McFadyen R E C. Biological control of weeds. *Ann. Rev. Entomol.*, 1998, 43: 369—393.
- [22] Louda S M, Tatyana A, Rand F. *et al.* Assessment of ecological risks in weed biocontrol: Input from retrospective ecological analyses. *Biological Control*, 2005, 35: 253—264.
- [23] Simberloff D. Conservation of pristine habitats and unintentional effects of biological control. In: Kauffman W C and Nechols J E. ed. *Selection criteria and ecological consequences of importing natural enemies*. Entomological Society of America, 1992, 103—117.
- [24] Li B P, Meng L. Host-specificity test for weed biological control agents and potential risk analysis. *Chin. J. Biol. Contr.*, 2006, 22: 161—168.
- [25] Wan F H. Theories and Methods in the Classical Biological Control of Weeds. *Chin. J. Biol. Contr.*, 1992, 8: 131—136.
- [26] McEnvoy P B. Host Specificity and Biological Pest Control. *BioScience*, 1996, 46: 401—405.
- [27] Briese D T. The centrifugal phylogenetic method used to select plants for host-specificity testing of weed biological control agents: can and should it be modernized? In: Jacob H S and Briese D T. ed. *Improving the Selection, Testing and Evaluation of Weed Biological Control Agents*. CRC Technology Services 2003, No. 7: 44—59.
- [28] Briese D T, Walker A. A new perspective on the selection of test plants for host-specificity testing of weed biological control agents: the case of *Deuterocampa quadrijuga*, a potential insect control agent of *Heliotropium amplexicaule*. *Biol. Control*, 2002, 25: 273—287.
- [29] Xu R M, Ye W H. Biological control, theory and practice. Beijing: Academic Press, 2003. 102—118.
- [30] Secord D, Kareiva P. Perils and pitfalls in the host specificity paradigm. *BioScience*, 1996, 46: 448—453.
- [31] Marohasy J. Host shifts in biological weed control: real problems, semantic difficulties or poor science? *International Journal of Pest Management*, 1996, 42 (2): 71—75.
- [32] Hu Y P, Meng L. Potential impacts on non-target plants of the alien herbivorous insect *Ophraella communa* Lesage (Coleoptera: Chrysomelidae) in mainland China. *Chin. J. Ecol.*, 2006, 26: 1—6.
- [33] Ortega Y K, Pearson D E, McKelvey K S. Effects of exotic plant invasion and introduced biological agents on native deer mouse populations. *Ecol. Appl.*, 2004, 14: 241—253.
- [34] Pearson D E, Callaway R M. Indirect nontarget effects of host-specific biological control agents: Implications for biological control. *Bio. Contr.*, 2005, 35: 288—298.
- [35] McFadyen R, Jacob H S. Insects for the biocontrol of weeds: predicting parasitism levels in the new country In: J. M. Cullen, D. T. Briese, D. J. Kriticos, W. M. Lonsdale, L. Morin and J. K. Scott. eds. *Proceedings of the XI International Symposium on Biological Control of Weeds*. Canberra: CSIRO Entomology, 2004, 135—140.
- [36] Pearson D E, Callaway R M. Indirect effects of host-specific biological control agents. *TRENDS in Ecology and Evolution*, 2003, 18: 456—461.
- [37] Holt R D, Hochberg M E. Indirect Interactions, Community Modules and Biological Control: a Theoretical Perspective. In: Wainberg E, Scott J K and Quimby P C. eds. *Evaluating Indirect Ecological Effects of Biological Control*. London: CABI Publishing, 2001. 13—37.
- [38] DeLoach C J, Carruthers R I, Lovich J E, *et al.* Ecological interactions in the biological control of saltcedar (*Tamarix* spp.) in the United States: Toward a new understanding. In: Spencer, N. R. ed. *Proceedings of the X International Symposium on Biological Control Weeds*. Montana: Montana State University, 2000. 819—873.
- [39] Thomas M B, Casula P, Wilby A. Biological control and indirect effects. *TRENDS in Ecology and Evolution*, 2004, 19: 61.
- [40] Pearson D E, Callaway R M. Response to Thomas *et al.* biocontrol and indirect effects. *TRENDS in Ecology and Evolution*, 2004, 19: 62—63.
- [41] Callaway R M, DeLuca T H, Belliveau W M. Biological-control herbivores increase competitive ability of *Centaurea maculosa*. *Ecology*, 1999, 80: 1196—1201.
- [42] Ridenour W M, Callaway R M. Root herbivores, pathogenic fungi, and competition between *Centaurea maculosa* and *Festuca idahoensis*. *Plant Ecology*, 2003, 169: 161—170.
- [43] Pemberton R W. Predictable risk to native plants in weed biological control. *Oecologia*, 2000, 125: 489—494.
- [44] Strong D, Pemberton R W. Biological Control of Invading Species — Risks and Reform. *Science*, 2000, 288, 1969—1970.

[45] Lonsdale W M ,Briese D T ,Cullen J M. Risk Analysis and Weed Biological Control. In :Wainberg E ,Scott J K ,Quimby P C. eds. Evaluating Indirect Ecological Effects of Biological Control. London :CABI Publishing ,2001. 185 — 210.

[46] Futuyma D J. Potential Evolution of Host Range in Herbivorous Insects. In :van Driesche R ,Heard T A ,McClay A S ,et al. eds. Proceedings of Session :Host Specificity Testing of Exotic Arthropod Biological Control Agents — The BiologicalBasis for Improvement in Safety ,USDA Forest Service ,Publication #FHTET-99-1 ,2000. 42 — 53.

[47] Schaffner U R S. Host Range Testing of Insects for Biological Control :How Can It Be Better Interpreted ?BioScience ,2001 ,51 :951 — 959.

[48] McClay A S. and Balciunas J K. The role of pre-release efficacy assessment in selecting classical biological control agents for weeds—applying the Anna Karenina principle. Bio. Contr. ,2005 ,35 :197 - 207 .

[49] Murdoch W W and Briggs , C J. Theory for biological control :recent development. Ecology ,1996 ,77 :2001 — 2013.

[50] Willis A J ,Mommott J. The potential for indirect effects between a weed ,one of its biocontrol agents and native herbivores :A food web approach. Bio. Cont. ,2005 ,35 :299 — 306.

[51] Meng L ,Li B P. Advances on Biology and Host Specificity of Newly Introduced Leafbeetle , *Ophraella communa* LeSage (Coleoptera : Chrysomelidae) ,Attacking *Ambrosia artemisiifolia* (Compositae) in Continent of China. Chin. J. Biol. Cont ,2005 21 (2) 65 — 69.

参考文献：

[3] 万方浩 ,郑小波 ,郭建英. 生物入侵. 见 :万方浩 ,郑小波 ,郭建英 ,主编. 重要农林外来入侵物种的生物学与控制. 北京 :科学出版社 , 2005. 3 ~ 55.

[4] 谢宗强 ,陈志刚 ,樊大勇 ,等. 生物入侵的危害与防治对策. 应用生态学报 ,2003 ,14 :1795 ~ 1798.

[5] 强胜 ,曹学章. 外来杂草在我国危害性及其管理对策. 生物多样性 ,2001 9 :188 ~ 195.

[10] 马瑞燕 ,王韧 ,丁建清. 利用传统生物防治控制外来杂草入侵. 生态学报 ,2003 ,23 :2677 ~ 2688.

[19] 万方浩 ,叶正楚 ,Harris P. 生物防治作用物风险评估的方法. 中国生物防治 ,1997 ,13 :37 ~ 41.

[24] 李保平 ,孟玲. 杂草生物防治中天敌昆虫寄主专一性测定及其风险分析. 中国生物防治 ,2006 ,22 :161 ~ 168.

[25] 万方浩 ,王韧. 杂草生物防治的传统方法及理论. 生物防治通报 ,1992 8 (3) :131 ~ 136.

[29] 徐汝梅 ,叶万辉. 主编. 生物入侵理论与实践. 北京 :科学出版社 ,2003. 102 ~ 118.

[32] 胡亚鹏 ,孟玲. 外来植食性广聚萤叶甲对非靶标植物的潜在影响. 生态学杂志 ,2007 ,26 :1 ~ 6.

[50] 孟玲 ,李保平. 新近传入我国大陆取食豚草的广聚萤叶甲. 中国生物防治 ,2005 21 (2) 65 ~ 69.