

外来入侵杂草传统生物防治的生态风险及其防范对策

李保平, 孟 玲

南京农业大学植物保护学院, 农作物生物灾害综合治理教育部重点实验室, 江苏 南京 210095

摘要: 长期大量实践说明, 引进天敌防治外来入侵杂草的传统生物防治方法是治理外来入侵杂草的一条切实可行的有效途径, 但对其潜在的生态风险——对本土生物的直接或间接不良影响不容忽视。利用传统评价方法预测候选天敌的生态风险存在缺陷, 主要表现在: (1) 寄主专一性测定过分依赖室内进行的生理寄主范围测定结果, 对生态寄主范围(实际寄主范围)问题重视不够, 后者指在新环境中的一系列物理和生物条件下的寄主利用预测; (2) 在生理寄主范围测定中, 过分依赖完成生长发育的可能性, 对行为、遗传性状以及系统发育关系重视不够; (3) 在风险评估中, 过多强调对经济作物的风险, 而对自然生态系统的风险重视不够。对此, 建议: (1) 鼓励对已释放的天敌进行回顾性跟踪研究, 从而为杂草生物防治实践提供生态学理论支撑; (2) 在运用生物防治手段对付外来入侵杂草实践中, 建议采用“有害推论”的预防性原则, 以避免在面临入侵生物重大威胁时草率做出释放天敌的决策; (3) 在评估候选天敌风险中重视生态效应的风险评估。

关键词: 生物入侵; 生物防治; 杂草; 非靶标效应; 风险评估

Ecological risks and their control in classical biological control of weeds

Bao-ping LI, Ling MENG

Key Laboratory of Integrated Management of Crop Diseases and Pests of the Ministry of Education, College of Plant Protection, Nanjing Agricultural University, Nanjing, Jiangsu 210095, China

Abstract: The classical biological control is a viable, effective strategy and approach to control alien invasive weeds as manifested by numerous successes in the long history of classical biological control. However, introduction of non-native biological control agents from their native region can pose potential direct or indirect ecological risks to non-target native organisms, which calls for necessary alertness. There exist flaws in the conventional practices in assessment of potential risks of biological control agents, which are manifested by: (1) host specificity testing depends mostly on physiological (fundamental) host range testing in the lab, but less on ecological (realized) host range testing which is a prediction of host use under the range of physical and biotic conditions in the new environment; (2) the physiological host range testing mostly relies on the ontogeny in the lab, but less on behavioral and genetic characteristics; (3) the risk assessment pays more attention to non-target plants of economic importance but less on organisms in natural ecosystems. To reduce the risks in conventional practices of biological weed control, it is suggested that: (1) retrospective ecological studies of released natural enemies should be encouraged, so as to provide theoretical support for the risk assessment of releasing biological control agents; (2) for the application of biological control approach to management of alien invasive weeds, it is recommended that adoption of “harmful until proven safe” approach based on the Precautionary Principle could be exercised to avoid unforeseen negative effects; (3) more emphasis on assessment of ecological effects should be laid on the risk assessment of biological control agents.

Key words: biological invasions; biological control; weed; non-target effects; risk assessment

人类活动在各生态系统间有意或无意转移使造成了一些影响,即生物入侵。生物入侵不仅威胁动、植物几乎与人类历史一样久远,给人类生活带来自然生态系统健康(Vitousek *et al.*, 1997),也直接巨大收益的同时,也对人类生活环境和社会经济或间接地给社会经济造成损失(谢宗强等,2003)。

例如,在美国大约有 50000 种非本土外来入侵生物,每年造成的经济损失达 1370 亿美元(Pimental *et al.*, 2000);我国仅几种主要外来入侵害虫与杂草每年造成的经济损失就高达 574.3 亿元人民币(万方浩等,2005)。在众多外来入侵生物中,外来入侵植物占有重要地位,这不仅由于植物引种数量多(Myers & Bazely, 2003),而且由于植物在生态系统中作为初级生产者具有重要的功能作用,如加拿大植物区系内 28% 的植物是外来植物,新西兰几乎 50% 的维管植物都是外来植物。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(Pimental *et al.*, 2000);我国外来入侵杂草有 108 种,对农作物生产、果园、草坪、环境和生物多样性等造成了严重危害(强胜和曹学章,2001)。

外来入侵杂草一旦定殖并扩散蔓延,则难以根除。入侵农田、果园和园林的外来杂草可以采取化学或物理方法进行有效的防治(强胜和曹学章, 2001; 谢宗强等,2003),但对入侵自然生态系统的外来杂草采取上述方法,则难以实施、奏效。外来入侵杂草之所以在传入地泛滥成灾可能有 2 个原因:(1) 缺乏专门的植食者(张黎华和冯玉龙, 2007);(2) 缺乏有力的竞争植物(Myers & Bazely, 2003)。如果是前者,则可从外来入侵杂草的原产地引入专食性昆虫(或病原菌)来控制外来入侵杂草的危害。在过去的 100 多年中,全世界为防治 133 种外来入侵杂草引进了 352 种天敌(Julien, 1998),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控制(McFadyen, 2000)。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、有效的途径,且能持续控制外来入侵杂草的危害(万方浩等,2008; 马瑞燕等, 2003; McFadyen, 1998; Strong & Pemberton, 2000)。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,以及对生物防治安全性的重视,一些非生物防治学者(生态学家和自然保护学家)对引进外来天敌的潜在风险表示出担忧甚至警示(Howarth, 1991; Simberloff & Stiling, 1996; Strong, 1997),随后也引起了大多数生物防治学者的极大重视(万方浩等, 1997; Wainberg *et al.*, 2001; Sheppard *et al.*, 2003; Carruthers & Antonio, 2005)。对此,有必要分析杂草生物防治潜在风险的发生原因,从而建立有效的防范对策。此前,有

些学者从生态学理论角度阐述了杂草生物防治对本土生物群落的潜在影响(李保平和孟玲, 2007; 张黎和冯玉龙, 2007)。本文拟从杂草生物防治实践角度来阐述以下问题:杂草生物防治的潜在风险究竟是什么,这种担忧有多少实例支持,导致这种风险的根源是什么,生态学研究在防范这些风险中有何地位和作用,如何防范传统生物防治中的生态风险。

1 杂草传统生物防治的潜在生态风险

人们普遍担心的是,传统生物防治中引进的天敌是否会成为新的潜在生态风险。Louda *et al.* (1997)认为,生态风险的测度至少包含 2 个层面:(1)确定任何非靶标生态互作关系发生的可能性或概率,即确定引进天敌的可能寄主范围;(2)评估这种潜在的互作关系可能导致的生态学效应的程度,即测度在新环境中与互作关系发生程度有关的参数。引进的天敌与非靶标生物的互作是从种间生态学考虑的,包括引进天敌对非靶标生物的直接或间接作用,前者指直接取食非靶标生物,后者指由于对靶标生物的控制而从时、空水平上影响到非靶标生物,因为当外来入侵生物融入本土生物群落后,其种群数量明显降低,势必会影响到与其依存的其他本土生物数量,这在生态系统中承担初级生产者任务的外来入侵杂草上更容易发生(李保平和孟玲, 2007; 张黎和冯玉龙, 2007)。例如,怪柳 *Tamarix L.* 从 1800 年晚期开始入侵美国西南部河流的河岸生态系统,并逐渐取代本地植物形成单优植物群落(DeLoach, 1990),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危害,恢复本土植被。但濒危物种西南柳鹀 *Empidonax traillii 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被抑制,这种鸟的生存是否将受到更大的威胁(DeLoach *et al.*, 2000)。

非靶标生态互作关系的生态学效应是从群落和生态系统生态学角度考虑的。如果引进的天敌对非靶标生物的作用(直接或间接效应)导致群落中其他营养级的生物数量及其功能发生变化,又恰巧影响到“关键种(或关键类群)”(Simberloff & Stiling, 1996)或者波及到高营养级生物,则群落和生态系统可能通过关键种(类群)的变化或“营养级瀑布效应”(trophic cascade effect)而发生“放大”效应(Strong & Pemberton, 2000)。例如,Willis & Memmott (2005)利用食物网量化方法开展的研究发现,

引进的入侵杂草天敌实蝇由于种群数量增加,吸引大量本土寄生蜂寄生,使其本土寄主的寄生压力得到缓解,从而可能改变本土群落结构。

2 杂草生物防治实践中的风险评估及其存在的问题

杂草传统生物防治出现生态风险的主要原因是,引进的植食性天敌不但取食靶标杂草,而且攻击本土其他非靶标植物。那么,在传统生物防治实践中开展的对目标天敌的常规风险评价方法是否能够准确预测上述生态风险的发生,即风险评估的可靠性,就成为人们关注的焦点。在杂草生防实践中,如何预测引进天敌的潜在风险是一个值得关注的核心问题(Huffaker, 1959; Zwöfer & Harris, 1971; Wapshere, 1974; 万方浩等, 1997; McFadyen, 1998; Deffoss, 2005)。对候选天敌风险评估的主要依据是寄主专一性,即测定候选天敌能够完成生长发育的寄主植物范围(Huffaker, 1959; McEvoy, 1996),即所谓的生理寄主范围(基本寄主范围)(Schaffner, 2001; Louda *et al.*, 2005)。测试的植物主要包括本地重要的经济作物(旨在判断其直接的风险)和与靶标杂草近缘的其他植物(旨在测定其转移寄主的可能性),测定的方法主要是选择性和非选择性测定,以室内测定为主,偶尔辅以室外测定(Harris & Zwöfer, 1968; Zwöfer & Harris, 1971; Wapshere, 1974; McFadyen, 1998; Sheppard *et al.*, 2005; 李保平和孟玲, 2006)。分析评价以往的杂草生物防治项目,有助于发现一直沿用的风险评估模式是否存在不足,以便找出改进途径。但由于生物防治项目缺乏跟踪评估,可供利用的数据很有限(MacFadyen, 2000),只能根据发表的文献进行分析。Pemberton (2000)对美国和环加勒比海地区开展的杂草生物防治项目中引进定殖的112种昆虫、3种真菌、1种螨和1种线虫的寄主利用情况进行的分析表明,只有1种昆虫在靶标杂草的非近缘植物上生长发育和繁殖。McFadyen (1998)利用互联网对全球杂草生防专业人员和组织进行调查,以了解引进的天敌取食非靶标植物的现象。在收集到的8例取食非靶标植物案例中,只有3例取食未预测到的非靶标植物,其中2例为同一靶标杂草马缨丹 *Lantana camara* L.,其原因在于20世纪50年代在夏威夷开展的寄主专一性测定过于简单,后来引

入澳大利亚和非洲时延用了夏威夷的测定结果;另一例是双色菊叶甲 *Zygogramma bicolorata* Pallister, 在引入印度防治银胶菊 *Parthenium hysterophorus* L. 时,当靶标杂草数量降低后转而取食向日葵 *Helianthus annuus* L.,虽然释放前的寄主专一性测定发现,该叶甲饥饿时会取食向日葵,但未曾预料到其种群数量增大后转而取食向日葵。

对以往案例的分析表明,杂草生物防治实践中对引进天敌开展的风险评估方法即寄主专一性测定基本上是可靠的,能够预测出天敌的潜在寄主范围(Delfosse, 2005; Sheppard *et al.*, 2003)。但也存在一些不足,具体表现在:(1)过分依赖室内进行的生理寄主范围测定结果,对生态寄主范围(实际寄主范围),即野外自然条件下的寄主范围问题重视不够(Schaffner, 2001; Louda *et al.*, 2005);(2)在生理寄主范围测定中,过分依赖完成生长发育的可能性,对行为、遗传性状以及系统发育关系重视不够(McEnvoy, 1996; Schaffner, 2001; Secord & Kareiva, 1996);(3)在风险评估中,过多强调对经济作物的风险,而对自然生态系统的风险重视不够(Simberloff & Stiling, 1996)。因此,除了完善寄主专一性测定内容和方法外,如何预测天敌在新环境中释放后对非靶标生物及其生态系统的潜在风险,就成为杂草生物防治面临的严峻挑战。加强生态学研究可以极大地帮助杂草生物防治向着低风险、高效益、持续控制外来入侵杂草危害的目标发展(李保平和孟玲, 2006)。

3 生态学研究的作用

预测是生态学研究的普遍特征(Ford, 2000),在传统生物防治的生态风险评估中具有相当重要的作用(Strong, 1997; Louda *et al.*, 1997)。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(Hassell, 1978; Hawkins & Cornell, 1999),现在应该为预测天敌对非靶标生物及其生态系统的潜在生态风险提供同样的理论指导(Waage, 2001)。Louda *et al.* (2005)认为以下4个方面的生态学研究有助于预测引进天敌的生态风险:(1)明确潜在寄主中可能受影响的植物之间的生态相似性,包括昆虫与受影响植物间关键生活史阶段的物候同步性;(2)阐明影响天敌昆虫和限制本土植物种群数量的机制;(3)了解靶标取食集团内的生态位重叠;(4)监测引进天敌的扩散分布动

态。由于间接互作关系几乎是任何多物种群落的内在特征,Holt & Hochberg(2001)用群落生态学研究近年来发展起来的“群落模块”(community module)方法从理论上总结出 5 种群落模块,来预测引进天敌对非靶标生物的影响。其中 4 个模块与杂草生物防治有关:(1)分享捕食(shared predation)或表观竞争(apparent competition),即引进天敌与靶标生物的互作对非靶标生物产生影响;(2)捕食与竞争混合(predation and competition),即竞争物种的存在加强了对非靶标生物的影响;(3)掠夺竞争(exploitative competition),即引进天敌利用了另一专食性非靶标生物取食的非靶标生物;(4)富集(enrichment),即引进天敌丰富了本土捕食者的食谱,从而影响到非靶标猎物。Pearson & Callaway(2005)在此基础上新增了 2 种群落模块:(1)生态替代(ecological replacement),即当引进的专一性天敌抑制了靶标杂草后,依赖于这种杂草的非靶标生物也会受到不良影响;(2)补偿反应(compensatory response),即引进天敌对靶标杂草的取食诱使其产生超补偿反应或诱导抗性,从而影响到与靶标杂草关联的非靶标生物。但以上种种理论预测均有待于证实。

利用群落生态学原理和方法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,但已获得初步进展。例如,Louda *et al.* (2005)一直跟踪研究引入北美防治外来入侵杂草飞廉 *Carduus nutans* L. 的锥蓟象甲 *Rhynocyllus conicus* Frol., 该象甲也取食本土蓟 *Cirsium* spp., 从而影响到以本土蓟为食的植食性昆虫群落。Willis & Memmott(2005)利用食物网研究方法调查了在彼头菊 *Chrysanthemoides monilifera* ssp. *routundata* (Bitou bush) 入侵程度不同的 3 块样地上由植物、植食性昆虫及其寄生性昆虫构成的食物网,以评价引进天敌对非靶标生物的间接影响及其群落效应,分析结果发现,本土寄生蜂放弃寄生本土寄主,转而寄生引进的天敌实蝇 *Mesoclanis polana* (Munro)。说明高度专一性天敌也有可能通过共享寄生性昆虫影响非靶标物种,从而改变群落结构。显然,对传统生物防治的生态风险预测有赖于对更多的天敌开展更多的回顾性实证研究的支持(Louda *et al.*, 2005)。

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 种靶标杂草已引进释

放 6 种植食性昆虫(万方浩和丁建清,1993; 万方浩等,2002; 何大愚等,1987; 丁建清等,2002), 另外 1 种无意引进的广聚萤叶甲 *Ophraella communa* Lesage 对普通豚草有较强的控制作用(陈红松等,2009)。这些有意引进的天敌均通过了常规的寄主专一性测定,虽然有的天敌在室内测定中可以在个别非靶标植物(甚至包括经济作物)上完成个体发育,但考虑其与靶标杂草分布不重叠或经济价值很低(如茭白、小白菜),最后经综合风险评估后仍决定释放这些天敌(表 1)。有些天敌昆虫释放至今已 20 余年,其在野外的种群动态、对非靶标生物的影响等生态学问题几乎毫无所知,但这些问题并非不存在,只是缺乏跟踪研究。例如,在云南对防治紫茎泽兰 *Ageratina adenophora* (Spreng.) 的泽兰实蝇进行的初步调查发现,至少有 3 种本土寄生蜂寄生泽兰实蝇,寄生率为 20%~50%(王志飞和李保平,2007)。显然,迫切需要对这些天敌的种群动态、控制效应、对非靶标生物及其群落的影响等生态学问题进行较为系统的持续性跟踪研究,从而为我国安全有效地利用生物防治方法治理外来入侵杂草和防范生态风险提供理论和实证支持。

4 防范杂草生物防治的生态风险

杂草生物防治的潜在生态风险是固有的,但生物防治仍必不可少(Simberloff & Stiling, 1996; McCoy & Frank, 2010)。为了使生物防治在外来入侵杂草防治中发挥更大的作用,必须改进现有的风险评估内容和方法,努力规避其现存的生态风险。针对以往在生物防治中出现的问题,根据现有的生态学理论和实证研究成果,结合自然环境保护的要求,建议采取以下对策防范生物防治的生态风险。

(1)对杂草生防实践进行必要的规范,慎重使用生物防治手段。Strong(1997)建议把引进天敌作为对付某些外来入侵杂草的最后有力武器;Lonsdale *et al.* (2001)建议摒弃同时引进多个天敌任其接受自然选择的“投注押宝”式做法。在对外来入侵杂草肆虐为害时,为急于求成通常会草率做出引进释放天敌的决策(即所谓“报复性行动”),这往往会成为日后发生生态风险的隐患。对此,建议采取“有害推论”的原则指导释放天敌,该理论等同于 McEvoy & Coombs(2000)的“有罪推论”预防性原则,包含了 4 个部分:一是引进释放天敌具有伤害非靶标生物的潜在可能性;二是引进的天敌伤害

非靶标生物的事件已经发生过,需要新的原则指导天敌引进;三是提议释放新的天敌时需考虑证明其必要性、安全性和有效性的成本;四是运用预防性原则的过程必须公开、透明和民主,必须包含受到潜在影响的各利益方,必须考虑其他各种防治方法(包括不采取防治)的可能性。

表 1 我国防治外来入侵杂草释放的植食性天敌昆虫
Table 1 Herbivorous insects released for control of alien invasive weeds in China

靶标杂草 Target weeds	天敌 Agents	释放时间 Release time	非靶标寄主* Non-target hosts*	参考文献 Reference
豚草 <i>Ambrosia artemisiifolia</i>	豚草条纹叶甲 <i>Zygogramma suturalis</i>	1989	无	万方浩,1991
	豚草卷蛾 <i>Epiblema strenuana</i>	1993	三裂叶豚草 <i>A. trifida</i> 、银胶菊 <i>Parthenium hysterophorus</i> 、苍耳 <i>Xanthium sibiricum</i> 、向日葵 <i>Helianthus annuus</i>	万方浩和丁建清, 1993
空心莲子草 <i>Epiblema strenuana</i>	莲草直胸跳甲 <i>Agasicles hygrophila</i>	1987	无	王韧等,1988
紫茎泽兰 <i>Eupatorium adenophorum</i>	泽兰实蝇 <i>Procecidochares utilis</i>	1985	无	何大愚等,1987
水葫芦 <i>Eichhornia crassipes</i>	水葫芦象甲 <i>Neochetina eichhorniae</i> 布氏象甲 <i>N. bruchi</i>	2000	茭白 <i>Zizania latifolia</i> 、小白菜 <i>Brassica chinensis</i>	丁建清等,2002; 陈若霞等,2005

* 在室内寄主专一性测定中可以完成 1 个世代发育的寄主植物。
* In host specificity testing in the lab, agents could complete a generation development on the host plants.

(2)增加天敌风险评估的内容,即在常规的生理寄主范围测定基础上,适当增加生态寄主范围测定内容,尤其是对非靶标生物潜在影响的生态学评估(Louda *et al.*, 2005)。当引进地存在重要的与靶标杂草近缘的植物时,应慎重引进天敌,因为生物防治实践(Pemberton, 2000; McFadyen, 1998)和生态学理论(Futuyma, 2000)均证实,杂草天敌的寄主扩散和转移均发生在近缘植物内。建议尽可能选择那些寄主专一性很强的天敌或本土没有近缘植物的靶标杂草作为生防对象。

(3)加强对传统生物防治的生态学研究。预测引进天敌的生态风险是一个复杂的生态学问题,由于包含了诸多不确定变量,如气候变化、相关物种演化、生态系统动态响应等,而难以做出准确的量化预测(Carpenter, 2002)。惟有深入理解已发生表象的机理,才能为决策系统的理性选择提供科学支持。例如,英国、法国、澳大利亚和新西兰等国对入侵澳洲的苏格兰金雀儿 *Cytisus scoparius* L. 的生物防治进行的多学科长期(>11 年)研究,为评估引进天敌对非靶标生物的影响提供了大量有价值的依据(Flower, 2001)。

生态风险分析是为风险控制提供依据(万方浩等,1997),风险控制又必须考虑社会和经济发展的需要(利益—风险对比分析、利益—成本分析、成本—效果分析)、权衡其他控制措施(比较风险分析)以及其他因素(Defosse, 2005; McCoy & Frank, 2010)。随着贸易全球化发展的加快,生物入侵问题将更加突出。只有更多关注对非靶标生物的生态风险,传统生物防治才可能成为防治外来入侵生物危害强有力的对策和方法。

参考文献

陈红松,周忠实,郭建英,王沫,彭少普. 2009. 豚草种群控制概况. 植物保护, 35(2): 20–24.
陈若霞,叶恭银,王扬军,古斌全,张春芬,应霞玲,沈建. 2005. 水葫芦象甲的寄主专一性及对水葫芦的控制作用. 浙江农业学报, 17(2): 74–78.
丁建清,陈志群,付卫东,范中南,王韧. 2002. 水葫芦象甲的生物学和寄主专一性. 中国生物防治, 18(4): 153–157.
何大愚,刘伦会,荆桂芬,魏艺. 1987. 泽兰实蝇的安全性试验. 生物防治通报, 3(1): 1–3.
李保平,孟玲. 2006. 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, 22(3): 161–168.

- 李保平, 孟玲. 2007. 杂草生防作用物对本土生物群落的影响. *生态学报*, 27(8): 3513 – 3519.
- 马瑞燕, 王韧, 丁建清. 2003. 利用传统生物防治控制外来杂草入侵. *生态学报*, 23(12): 2677 – 2688.
- 强胜, 曹学章. 2001. 外来杂草在我国危害性及其管理对策. *生物多样性*, 9(2): 188 – 195.
- 万方浩, 李保平, 郭建英. 2008. 生物入侵: 生物防治篇. 北京: 科学出版社.
- 万方浩, 丁建清. 1993. 豚草卷蛾的寄主专一性测定. *生物防治通报*, 9(2): 69 – 75.
- 万方浩, 郭建英, 王德辉. 2002. 中国外来入侵生物的危害与管理对策. *生物多样性*, 10(1): 119 – 125.
- 万方浩, 郭建英, 郑小波. 2005. 生物入侵 // 万方浩, 郑小波, 郭建英. 重要农林外来入侵物种的生物学与控制. 北京: 科学出版社, 3 – 66.
- 万方浩, 叶正楚, Harris P. 1997. 生物防治作用物风险评估的方法. *中国生物防治*, 13(1): 37 – 41.
- 万方浩. 1991. 豚草天敌——豚草卷蛾及其可利用性论证. *生物防治通报*, 7(4): 177 – 180.
- 王韧, 王远, 张格成, 李继祥. 1988. 空心莲子草叶甲的寄主专一性测定. *生物防治通报*, 4(1): 14 – 17.
- 王志飞, 李保平. 2007. 本土寄生蜂对移殖天敌昆虫泽兰实蝇的寄生. *中国生物防治*, 23(2): 115 – 118.
- 谢宗强, 陈志刚, 樊大勇, 熊高明. 2003. 生物入侵的危害与防治对策. *应用生态学报*, 14(10): 1795 – 1798.
- 张黎华, 冯玉龙. 2007. 外来入侵杂草的生物防治及生防因子对本地非目标种的影响. *生态学报*, 27(2): 802 – 809.
- Carpenter S R. 2002. Ecological futures: building an ecology of the long now. *Ecology*, 83: 2069 – 2083.
- Carruthers R I and Antonio C M. 2005. Science and decision making in biological control of weeds: benefits and risks of biological control. *Biological Control*, 35: 181 – 182.
- Delfosse E S. 2005. Risks and ethics in biological control. *Biological Control*, 35: 319 – 329.
- DeLoach C J, Carruthers R I, Lovich J E, Dudley T and Smith S D. 2000. Ecological interactions in the biological control of saltcedar (*Tamarix* spp.) in the United States: toward a new understanding // Spencer N R. *Proceedings of the X International Symposium on Biological Control Weeds*. Montana: Montana State University, 819 – 873.
- DeLoach C J. 1990. Prospects for biological control of saltcedar (*Tamarix* spp.) in riparian habitats of the southwestern United States // Delfosse E S. *Proceedings of Seventh International Symposium on the Biological Control of weeds*. Rome: Instituto Sperimentale per la Patologia Vegetale, Ministero dell'Agricoltura e delle Foreste, 307 – 314.
- Ford D. 2000. *Scientific Method for Ecological Research*. London: Cambridge University Press.
- Fowler S V, Memmott J, Sheppard A W and Syrett P. 2001. The scope and value of extensive studies in the broom biological control programme // Wainberg E, Scott J K and Quimby P C. *Evaluating Indirect Ecological Effects of Biological Control*. London: CABI Publishing, 229 – 248.
- Futuyma D J. 2000. Potential evolution of host range in herbivorous insects // van Driesche R, Heard T A, McClay A S and Reardon R. *Proceedings of Session: Host Specificity Testing of Exotic Arthropod Biological Control Agents —The Biological Basis for Improvement in Safety*. USDA Forest Service, Publication #FHTET-99-1, 42 – 53.
- Harris P and Zwöfer H. 1968. Screening of phytophagous insects for biological control of weeds. *Canadian Entomologist*, 100: 295 – 303.
- Hassell M P. 1978. *The Dynamics of Arthropods Predator-Prey System*. New Jersey: Princeton University Press.
- Hawkins B A and Cornell H V. 1999. *Theoretical Approaches to Biological Control*. London: Cambridge University Press.
- Holt R D and Hochberg M E. 2001. Indirect interactions, community modules and biological control: a theoretical perspective // Wainberg E, Scott J K and Quimby P C. *Evaluating Indirect Ecological Effects of Biological Control*. London: CABI Publishing, 13 – 37.
- Howarth F J. 1991. Environmental impacts of classical biological control. *Annual Review of Entomology*, 36: 485 – 509.
- Huffaker C B. 1959. Biological control of weeds with insects. *Annual Review of Entomology*, 4: 251 – 276.
- Julien M H and Griffiths M W. 1998. *Biological Control of Weeds: A World Catalog of Agents and Their Target Weeds*. London: CAB International.
- Lonsdale W M, Briese D T and Cullen J M. 2001. Risk analysis and weed biological control // Wainberg E, Scott J K and Quimby P C. *Evaluating Indirect Ecological Effects of Biological Control*. London: CABI Publishing, 185 – 210.
- Louda S M, Kendall D, Connor J and Simberloff D. 1997. Ecological effects of an insect introduced for the biological control of weeds. *Science*, 277: 1088 – 1090.
- Louda S M, Tatyana A, Rand F, Russell L and Arnett A E. 2005. Assessment of ecological risks in weed biocontrol: input from retrospective ecological analyses. *Biological Control*, 35: 253 – 264.
- McCoy E D and Frank J H. 2010. How should the risk associated with the introduction of biological control agents be estimated? *Agricultural and Forest Entomology*, 12: 1 – 8.

- McEvoy P B. 1996. Host specificity and biological pest control. *BioScience*, 46: 401 – 405.
- McEvoy P B and Coombs E M. 2000. Why things bite back: unintended consequences of biological weed control // Follett P A and Duan J J. *Nontarget Effects of Biological Control*. Boston, Massachusetts: Kluwer Academic Publishers, 167 – 194.
- McFadyen R E C. 1998. Biological control of weeds. *Annual Review of Entomology*, 43: 369 – 393.
- McFadyen R E C. 2000. Successes in biological control of weeds // Spencer N R. *Proceedings of the X International Symposium on Biological Control of Weeds*. Bozeman, Montana, USA: Montana State University, 3 – 14 .
- Myers J H and Bazely D. 2003. *Ecology and Control of Introduced Plants*. London: Cambridge University Press.
- Pearson D E and Callaway R M. 2005. Indirect nontarget effects of host-specific biological control agents: implications for biological control. *Biological Control*, 35: 288 – 298.
- Pemberton R W. 2000. Predictable risk to native plants in weed biological control. *Oecologia*, 125: 489 – 494.
- Pimental D, Lach L, Zuniga R and Morrison D. 2000. Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *BioScience*, 50: 53 – 56.
- Schaffner U R S. 2001. Host range testing of insects for biological control: how can it be better interpreted? *BioScience*, 51: 951 – 959.
- Secord D and Kareiva P. 1996. Perils and pitfalls in the host specificity paradigm. *BioScience*, 46: 448 – 453.
- Sheppard A W, Hill R, DeClerck-Float R A, McClay A, Olckers T, Quimby P C J and Zimmermann H G. 2003. A global review of risk-benefit-cost analysis for the introduction of classical biological control agents against weeds: a crisis in the making? *Biological Control News and Information*, 24: 91 – 108.
- Sheppard A W, van Klinken R D and Heard T A. 2005. Scientific advances in the analysis of direct risks of weed biological control agents to nontarget plants. *Biological Control*, 35: 215 – 226.
- Simberloff D and Stiling P. 1996. Risks of species introduction for biological control. *Biological Conservation*, 78: 185 – 192.
- Strong D R. 1997. Fear no weevil? *Science*, 277: 1058 – 1059.
- Strong D R and Pemberton R W. 2000. Biological control of invading species-risks and reform. *Science*, 288: 1969 – 1970.
- Vitousek P M, D'Antonio C M, Loop L L, Rejmanek M and Westbrook R. 1997. Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Applied Ecology*, 21: 1 – 16.
- Waage J K. 2001. Indirect ecological effects in biological control: the challenge and the opportunity // Wainberg E, Scott J K and Quimby P C. *Evaluating Indirect Ecological Effects of Biological Control*. London: CABI Publishing, 1 – 12.
- Wainberg E, Scott J K and Quimby P C. 2001. *Evaluating Indirect Ecological Effects of Biological Control*. London: CABI Publishing.
- Wapshere A J. 1974. A strategy for evaluating the safety of organisms for biological control. *Annals of Applied Biology*, 77: 201 – 211.
- Willis A J and Memmott J. 2005. The potential for indirect effects between a weed, one of its biocontrol agents and native herbivores: a food web approach. *Biological Control*, 35: 299 – 306.
- Zwöfer H and Harris P. 1971. Host specificity determination of insects for biological control of weeds. *Annual Review of Entomology*, 16: 159 – 178.

(责任编辑:彭露)