

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

张黎华^{1, 2}, 冯玉龙^{1*}

(1 中国科学院西双版纳热带植物园昆明分部, 昆明 650223; 2 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要: 随着生物入侵所引起的生态及经济问题日益严重, 对有害入侵生物防治问题也备受人们关注。生物防治因具有持续、高效、安全等优点, 已成为防治有害入侵生物的重要方法。传统生防是防治有害入侵杂草的一种重要方法。在简单介绍生物防治的基础上, 重点阐述了传统生物防治的理论基础——天敌逃逸假说, 生防因子对外来入侵种的影响及其对本地非目标种的直接和间接效应, 并针对这些问题, 对我国开展生物防治工作提出几点建议。

关键词: 生物防治; 天敌逃逸假说; 生防因子的直接效应; 生防因子的间接效应; 寄主专一性; 有效性

文章编号: 1000-0933(2007)02-0802-08 中图分类号: Q16, Q948, S476 文献标识码: A

Biological control of alien invasive weeds and the effects of biocontrol agents on nontarget native species

ZHANG LiHua^{1, 2}, FENG Yu-Long^{1*}

1 Kunming Division, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, CAS, Kunming 650223, China

2 Graduate School, CAS, Beijing 100049, China

Acta Ecologica Sinica 2007, 27(2): 0802~0809

Abstract Biological invasion has become a serious ecological and economic problem. Invasive pests occupy the niche in native species, reduce biodiversity in introduced range, affect the structure and function of ecosystem, and cause great economic losses on agriculture, forestry and stockbreeding. Feasible methods to control noxious invasive species are needed urgently. Biocontrol is one of the most important methods for controlling invasive pest. With this method invasive pest could be controlled economically, effectively and persistently without harmful effects on environment. Traditional biocontrol has become one of the most important methods for controlling noxious alien invasive weeds. In this paper, a brief introduction to biocontrol was given firstly. Then the theoretical basis for traditional biocontrol, i.e. enemy release hypothesis, and the direct and indirect effects of biocontrol agents on target alien invasive species and on nontarget native species were detailed. Enemy release hypothesis is one of the oldest and most influential hypotheses. It attributes the success to the fact that exotic species upon introduction are liberated from their specialist herbivores and pathogens. Release from strong suppression by enemies in their native range enables exotic species to attain higher densities and wider distribution in their introduced range. To test the hypothesis, many field surveys, common garden experiments and enemy exclusion experiments have been conducted on biogeographical levels and community levels. However, the hypothesis is not confirmed on some species.

基金项目: 中国科学院知识创新工程重大资助项目 (KSCX1-SW-13-0X-0X)

收稿日期: 2005-11-29; **修订日期:** 2006-05-07

作者简介: 张黎华 (1982 ~), 女, 云南人, 硕士, 主要从事入侵生态学研究。

* **通讯作者** Corresponding author. E-mail: fyt@xtbg.ac.cn

Foundation item: This work was financially supported by the key project of knowledge innovation engineering of Chinese Academy of Sciences

Received date 2005-11-29 **Accepted date** 2006-05-07

Biography: ZHANG LiHua mainly engaged in invasion ecology.

© 1994-2012 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. <http://www.cnki.net>

indicating that the success of these species can not be attributed to enemy release in their introduced range. For this kind species, biocontrol may not attain expectative results. Biocontrol should be used to control the species whose success is due to enemy release in their introduced range. Biocontrol agents can influence exotic species fitness and competition, reduce their abundance and distribution in their introduced range. However, the potential risk of biocontrol must be kept in mind in practice; biocontrol agents may induce direct effects through host shifting and indirect effects on nontarget native species through ecological replacement, compensatory responses and food web subsidies. The potential risk can be reduced or even eliminated through using efficacy and host-specific biocontrol agents. Therefore, it is very important in practice to test the efficacy and host-specific of biocontrol agents. Finally some suggestions of biocontrol in China were given.

Key Words biocontrol; enemy release hypothesis; direct and indirect effect of biocontrol agent; host specific; efficacy

外来生物入侵已经成为威胁生物多样性和生态环境的一个重要因素,其危害仅次于生境破坏^[1, 2],严重地干扰和危害了特定生态系统的结构和功能,造成入侵地区生物多样性不可弥补的减少以及本地物种的灭绝,甚至危害到人类健康,影响农、林、牧、渔业的产量和质量,造成惨重的经济损失,需要昂贵的防治费用^[2-6]。长期以来,人们采取了多种方法来防治有害入侵植物,如机械除草、替代控制、化学防治等,但这些方法只能实现外来植物的短期控制,且需要大量的劳动力,一般费用较高,有时甚至还会危害周围环境及人类健康。而生物防治,具有目标专一、持续、高效、安全等优点^[7],可以取得利用生物多样性保护生物多样性的结果^[8]。

全世界已有 70 多个国家开展了杂草生防工作,其中美国、澳大利亚、加拿大、南非和新西兰是杂草生防最活跃的国家^[7]。我国这方面工作起步较晚,主要针对紫茎泽兰、空心莲子草、豚草和水葫芦等外来有害杂草开展了传统生防工作^[9]。我国共有外来杂草 188 种,隶属 38 科,已成为我国杂草区系的重要组成部分^[10]。在 2003 年国家环保总局和中国科学院制定发布的《中国第一批外来入侵物种名单》的 16 种入侵物种中,有 9 种杂草,分别为:紫茎泽兰、薇甘菊、空心莲子草、豚草、毒麦、互花米草、飞机草、凤眼莲、假高粱。为更好地开展外来入侵植物的生物防治工作,本文在简单介绍生物防治的基础上,重点阐述了生物防治在理论和应用中的一些问题,主要是传统生防的理论基础、生防因子对本地非目标种的直接和间接效应,并针对我国生物防治研究工作提出几点建议。

1 生物防治的概念、分类及其应用

生物防治的概念自提出以来,一直都在不断的发展和完善。DeBach^[7]从应用生态学观点出发,将生物防治定义为“寄生性、捕食性天敌或病原菌使另一种生物的种群密度保持在比缺乏天敌时的平均密度更低水平上的应用”,该定义表现出生物防治的 3 个基本特征:利用自然界中不同生物种间的对抗作用——自然控制;天敌对有害生物种群的控制以密度方式起作用——自然平衡;天敌的控制作用是连续且自行持续的——自然调节^[11]。

生物防治最初用于防治昆虫、螨类和杂草,随着时间推移,生物防治涉及的目标有害物(target pest)范围扩大到其它无脊椎动物、植物病原菌及一些脊椎动物等。用于防治目标有害物的自然天敌——生防因子(agent),包括昆虫拟寄生物、节肢动物及其它无脊椎、脊椎动物的捕食者、病原体微生物(细菌、真菌、病毒)等^[12]。根据使用生防因子的不同策略,可以把生物防治分类如下^[13]:(1)传统生防(classical biocontrol),针对外来有害入侵生物,从其原产地引进一种或多种自然天敌作为生防因子,建立持久种群而实现对外来入侵生物的防治。(2)非传统生防(Non-classical biocontrol),包括补充引进(introduction)、维持天敌(conservation)和助增释放(augmentation)等几种技术手段。补充引进,是生防的一个新概念,指针对本土有害生物,引进外来天敌作为生防因子,该法操作风险较大。维持天敌和助增释放,都是针对已经存在且有效的本土或外来天敌,采取一定的方法促使其能够维持或充分发挥控制有害物的潜在作用,前者在排除人类活动的干扰后,天敌便能有效的发挥作用,而后者需要在适当季节和地点,人工大量饲养并释放天敌,增加其田间种群密度,才能

达到控制目的。

传统生防是防治有害入侵杂草的一种重要方法^[7], 杂草生防也成为了目前生物防治工作的热点^[14]。所谓杂草的生物防治, 就是利用寄主范围较为专一的植食性动物或病原微生物, 通过直接取食、形成虫瘿、穴居植物组织或造成植物病害等方式, 将影响人类活动的杂草控制在经济、生态或环境美化可容许水平以下的防治方法^[15]。杂草生防的目的是通过直接降低目标种在其危害地区的密度和盖度, 减少其分布范围, 从而间接地提高本地种的多度和生物多样性, 恢复生态系统功能^[14]。其具体工作程序如下^[12]: 在原产地考察、采集天敌, 确定生防因子; 引种并检疫; 进行生防因子的风险评价; 研究生防因子的生物生态学特性, 建立实验室群体培养方法, 扩大繁殖; 野外定点释放, 定期监测生防因子的定殖建群情况及其对目标杂草的防治效果。

传统的杂草生防已经有 100 多年的历史, 最早可以追溯到 1863 年, 印度从其北部引种胭脂虫 (*Dactylopus ceylonicus*) 到南部防治有害杂草霸王仙人掌 (*Opuntia vulgaris*)^[12]。在杂草生防史上, 最杰出的例子是 20 世纪 20~30 年代, 澳大利亚从阿根廷引进鳞翅目昆虫穿孔螟 (*Cactoblastis cactorum*) 成功地防治了 2400 万 hm^2 土地上的仙人掌 (*Opuntia* spp.), 也由此激发了澳大利亚开展生防工作, 到 2000 年, 已对 60 多种杂草开展了生防研究, 其中的 40% 获得了一定的成功^[16]。但是, 穿孔螟被引种到其它受该仙人掌危害的地区, 包括加勒比海岸, 又自然扩散到美国东南部的佛罗里达州, 发现其能够取食 5 种当地的仙人掌, 包括稀有种 *O. spinosissima*, 加快了该稀有种的灭绝速度^[17], 亦成为生防因子扩大取食范围, 对本地非目标种产生负效应的实例。

2 传统生防的理论基础

传统生防是依据有害生物——天敌的生态平衡理论, 通过引入原产地天敌因子, 在有害生物传入地重新建立有害生物——天敌之间相互调节、相互制约机制, 从而恢复和保持生态平衡^[18]。具体到有害植物, 尤其是杂草的生防来说, 首先需要了解动植物关系中, 天敌对植物的影响, 从而更好地理解传统生防的理论基础及其实践的意义。

2.1 天敌对植物的影响

在植物与植食性昆虫的关系中, 二者在进化和种群动态上都存在着复杂的相互作用, 协同进化通常用于解释植物和昆虫的适应分布范围, 昆虫的取食专一性, 以及许多植物在形态和化学方面的多变性^[19]。

自然天敌 (如昆虫、病原体微生物等) 可以通过取食、寄生或侵染作用, 导致植株的光合速率发生变化^[20], 抑制相应植物的生长、存活和繁殖, 从而限制个体植物的适合度和竞争能力^[21]。在植物种群水平上, 天敌是影响植物分布和多度的一个主要因素^[19]。许多研究表明, 昆虫取食对植物产生强烈的负作用, 如人为排除天敌, 可以增加植株生物量^[22], 减少植株死亡率, 增强植株竞争能力, 提高幼苗密度等^[21], 甚至会改变生态演替的速度和方向^[23, 24]。

对动植物间相互关系的研究, 有利于生防研究及实践工作的开展。然而, 长期以来, 动植物关系研究主要集中在植物防御系统的进化、取食者种群动态变化及其所引起的群落效应方面^[19], 而对生防较为重要的工作, 包括动植物在生理生态方面相互作用的研究^[16]还不够, 如在怎样的环境条件下取食会对植物多度、分布及种群动态产生影响^[25]。此外, 生物防治系统, 是通过食物链在新的环境中建立一个相对简单的动植物关系, 可以作为研究动植物动态关系的一个模式系统, 用于研究昆虫等对植物种群和群落动态的影响、植物防御系统的进化、昆虫取食专一性的演化及对寄主选择行为等^[19]。

2.2 传统生防的理论基础——天敌逃逸假说

基于自然天敌对植物种群和群落动态方面的控制作用而提出的“天敌逃逸假说” (the enemy release hypothesis ERH), 最早由 Darwin 用于解释为什么一些物种在其原产地较稀少, 而在新的入侵地却过多分布的现象^[25], 后来逐渐发展成为一个完备的理论。其主要内容是: 外来物种能够成功入侵到新的生境, 是由于脱离了原产地协同进化的自然天敌 (如竞争者、捕食者和病原微生物) 的控制作用, 而本地竞争种的专一性天

敌几乎没有发生寄主转移,且本地广食性天敌对本地种的影响大于对入侵种的影响,形成了竞争释放,从而导致外来种分布范围的扩大和多度的增加^[26]。从外来入侵种的原产地引进自然天敌到其入侵地区,重新建立这种由上至下(top-down)的直接控制关系,可以有效地防治外来入侵种^[12]。天敌逃逸假说是传统生防的理论基础,而成功的传统生防实例,又成为支持该假说作为外来生物入侵机制的有力证据,并由此推测天敌逃逸是造成外来生物入侵的一个重要因素^[26]。

2.3 对天敌逃逸假说的检验

天敌逃逸假说能否成立,一直以来,都存在着较大的争议^[26-27]。比较研究是生态学上的一种重要的研究方法^[28],为验证天敌逃逸假说,通常采取野外调查(field surveys)、样地天敌排除实验(enemy exclusion experiment)、同质种植园栽培实验(common garden experiment)等方法进行比较研究,根据其研究的地域范围,又可将这些方法归纳为以下两大类^[27]:

(1) 生物地理学研究(biogeographical studies) 在入侵地和原产地,比较天敌多样性、多度及其对个体植株的作用强度,植株生长状况等,通常可以直接检验外来种是否发生天敌逃逸。该类研究所得出的结论一般都认为在物种入侵过程中,天敌逃逸起到了重要作用。例如,在毛叶野牡丹(*Clidemia hirta*)的原产地波多黎各和入侵地夏威夷同时开展天敌排除试验,结果表明天敌逃逸是造成其在入侵地生境范围扩大的原因^[29]。贯叶金丝桃(*Hypericum perforatum*)原产于欧洲,在入侵地北美其受昆虫取食破坏较少,种群密度较高,死亡率较低,支持天敌逃逸假说^[30]。对长叶瞿麦(*Silene latifolia*)天敌种类及受天敌影响的调查^[31]、对473种入侵植物受病原微生物感染情况的分析^[32]和对斑纹矢车菊(*Centaurea maculosa*)土壤天敌排除实验^[33]等研究结果,都支持天敌逃逸假说。

(2) 群落学研究(community studies) 在入侵地,比较出现于同一群落中的入侵种与其本地近缘种的生长状况、受天敌影响情况等,分析天敌对本地种和外来种的相对作用,可以间接地检验天敌逃逸假说。该类研究所得的结果并不一致,有支持天敌逃逸假说的,也有与该假说相悖的。例如,在同一地区对多种入侵种和本地种的比较表明,入侵种受天敌取食强度明显低于本地种,且植物入侵性越强,受天敌影响程度越低^[34];对入侵植物忍冬(*Lonicera japonica*)和本地同属植物贯月忍冬(*L. sanpervirens*)的天敌排除实验结果表明,本地种具有较大的生物量和较高的生长速率,而受昆虫和哺乳动物天敌取食后,入侵种却会发生补偿反应,生物量增加且更多地分配到茎和叶的生长上,较本地种更具有优势^[35],这些研究都支持了天敌逃逸假说。但也有研究表明,在相同栽培条件下外来种受到的取食影响与同属本地种相当甚至更大^[36],不符合天敌逃逸假说的推论。

可见,天敌逃逸假说并不适用于所有外来入侵植物,不具有普遍性,该假说可能更适用于对天敌取食危害不具有补偿能力或补偿能力较弱的植物^[25],特定外来物种的入侵机制还需在原产地和具体的入侵生境中进行深入的实验研究。对某一具体的外来入侵种而言,只有证实天敌逃逸是其成功入侵的机制,采取相应的生物防治措施,才能发挥应有的作用^[37]。

3 生防因子对本地非目标种的影响

3.1 生防因子对非目标种的直接影响

生防因子通过寄主转移(host shifting),会对非目标种产生直接影响,即生防因子扩大其取食或寄生范围,威胁到本地非目标种,这是公认的杂草生防存在的最大风险^[38-39]。在杂草生防的实践中,一般认为,只要生防因子没有直接取食(或寄生)非目标种,就是安全的,故在原产地筛选生防因子时,生防工作的重点是生防因子的寄主专一性测试(host-specific testing),这也是评估生防因子是否会对非目标种造成影响的主要标准^[7-40]。理想的生防因子应在减少有害目标种数量的同时,通过密度反馈作用相应的降低其自身种群数量,这样危害到非目标种的风险最小^[41-42],用于防治在北美等地危害严重的入侵种贯叶金丝桃的生防因子双金叶甲(*Chrysolina quadrigemina*)就具有这样的特征^[2]。

然而,要确定生防因子的取食范围并不容易,因为通过在实验室条件下,测试生防因子生理上的寄主范围

(physiological host range), 并不能够准确地推测出其在野外自然环境中生态上的寄主范围 (ecological host range)^[17, 39, 43], 也不能预测出其在群落水平上的影响^[44]。也就是说, 由基因所决定的取食者在生理上的基本取食范围, 与由行为或环境等因素限制的取食者在特定条件下可以实现的取食范围, 是有区别的^[45], 即生物及地理等限制因子会影响到昆虫的寄主选择特性。对 44 种已经在加拿大释放并建群的生防因子的寄主范围进行调查, 发现其中只有 15% 的生防因子野外的寄主范围与室内测试的寄主范围相同, 其余 85% 的生防因子在野外实现的寄主范围都小于或大于室内测试的寄主范围, 且一般室内测试出扩大的寄主范围都是与寄主近缘的植物种, 但仅有 4% 的生防因子在野外真正扩大了寄主范围^[46]。用于防治在北美危害严重的加拿大蓟 (*Cirsium arvense*) 的生防因子欧亚象鼻虫 (*Larinus planus*) 的寄主专一性测试结果表明, 其不会对北美本地蓟造成危害, 即幼虫取食本地蓟后不能顺利完成其生活史, 然而野外释放后却发现, 该虫会取食本地某稀有蓟种 (*C. undulatum* var. *tracyi*), 使其种子产量大量减少, 导致该生防因子对本地种的危害程度, 远远大于对有害目标种加拿大蓟的防治作用^[43, 47]。

3.2 生防因子对非目标种的间接影响

最近的一些研究又发现, 即使是具有高度专一性的生防因子, 仍然会通过间接效应 (indirect effects) 对本地非目标种产生重要的影响^[48, 49]。对于产生间接效应的途径, 一般归纳为以下 3 种^[37, 42]:

(1) 生态置换 (ecological replacement) 指外来入侵种在物理或功能上取代本地种而融入到本地群落中, 引进生防因子来防治这样的入侵种, 会影响到已经对入侵种形成依赖的本地种。如在美国西南部危害严重的入侵植物怪柳 (*Tamarix* spp.) 已经取代包括柳树 (*Salix* spp.) 在内的许多河岸地区的本地乔木及灌木, 导致柳木鸛稀有亚种 (*Empidonax traillii extimus* [Phillips]) 将栖息生境由本地柳树转移到入侵植物怪柳上^[42]。在北太平洋的一些岛屿, 一些外来入侵植物取代了许多本地植物而改变了群落格局, 当地的一些特有蜗牛种已经依赖于这些入侵植物提供的微生境而生存, 若是对这些入侵植物进行防治, 则有可能引起这些本地特有蜗牛种的灭绝^[50]。

(2) 补偿反应 (compensatory responses) 生防因子取食入侵种, 会引起目标植物有所反应^[51], 如产生更多的化感化合物、加快相对生长速率或提高竞争能力等, 因而增加其对本地的非目标种的影响。如最近有研究发现, 在北美危害严重的入侵植物斑纹矢车菊 (*Centaurea maculosa*), 被天敌粉纹夜蛾 (*Trichoplusia ni*)、*Agapeta zoegana* 或 *Cyphocleonus achates* 取食及丝核菌 (*Rhizoctonia solani*) 寄生后, 会分泌出更多的植物毒素儿茶酚, 对本地植物产生更明显的负作用, 如与其竞争生长的本地植物 *Festuca idahoensis* 的繁殖能力会明显降低, 且根系也减小^[52, 53]。

(3) 食物网作用 (food-web interactions) 生防因子作为本地关键种的补充食物源, 可能改变群落内部的种间关系。如, *Urophora* spp. 是为防治北美危害严重的入侵植物斑纹矢车菊而引进的生防因子, 已经成功建群且达到了较高的种群密度 (3000 头幼虫 /m²), 对斑纹矢车菊保持着寄主专一性, 但却没有起到防治作用, 却成为本地群落中的关键种鹿鼠 (*Peromyscus maniculatus*) 冬季的一种主要食物, 导致其种群数量增长了 2~3 倍, 并且改变了鹿鼠对食物和生境的选择, 也由此而破坏了本地群落食物网关系, 加剧了对入侵地区本地种的影响^[37, 54, 55]。

一般认为, 这些间接效应的产生, 源于生防因子与目标种间相互作用的自然性和紧密性, 即生防因子对目标种的作用强度^[42]。最近有理论研究表明, 那些容易建群、利用目标种, 但不能有效地减少目标种种群密度而自身种群密度却保持较高水平的生防因子, 最易对非目标种造成威胁^[56]。因此, 为使生物防治做到真正的安全、有效, 有必要在群落水平上全面地评估生防因子对目标种和非目标种的直接或间接作用, 重点在于测试生防因子的寄主专一性和有效性^[39, 57, 58]。

在检验生防因子的寄主专一性之前, 对生防因子进行有效性检验 (efficacy testing), 是决定生防效果的关键, 这有助于了解和预测生防因子可能对非目标种产生的间接效应^[39, 59]。这种建立在生防因子有效性基础上, 选择生防因子的方法, 可以减少释放无效、甚至会产生间接效应的生防因子的几率^[16]。而测试寄主专一

性, 应该做到严格全面, 在一定程度上, 可以通过在室内测定生防因子最基本的寄主范围, 从而估测野外释放其扩大取食范围的可能性, 因为生防因子的寄主转移, 只是在其基本取食范围内对寄主选择喜好程度的改变, 而不是迅速演化引起基因变化的结果^[60]。为防止生防因子对本地非目标种所带来的间接效应, 在引种释放生防因子前, 必须深入研究目标种在入侵群落中与本地种间的相互关系^[42], 了解在怎样的条件下, 生防因子可能会通过间接效应而影响本地食物网^[55]。

4 小结

随着生物入侵所引起的生态及经济问题日益严重, 对有害入侵生物的防治也备受人们关注。生物防治虽然也有一些缺点, 如需要较长时间才能发挥作用, 对生态系统可能会产生不可预期的影响^[61], 尤其是生防因子对本地非目标种具有潜在的直接或间接效应^[37, 42], 但是, 与其他方法相比, 生物防治仍然是防治入侵生物的一种最为有效、经济的方法, 在理论上和应用上都具有较大的发展空间。现代生物防治的研究与发展可归结为, 以“防”为主的应用基础研究及以“治”为主的应用研究^[11], 因此, 探讨生物入侵的防范和管理措施, 系统地开展入侵生物学和入侵生态学研究, 已成为我国生态环境保护及农业经济可持续发展的一个重要课题^[6]。结合目前杂草生防的现状, 建议我国在开展生防工作时, 应加强以下几方面的研究:

(1) 生物防治的基础理论研究, 包括外来种的入侵机制研究、生防因子有效性研究、动植物关系研究等。在证实天敌逃逸假说是某一具体的外来种成功入侵的机制后, 选择有效性、专一性高的生防因子对其进行生物防治才能取得较好的效果。在特定环境条件下, 了解目标种的种群动态和其竞争者的特性, 这有助于决定生防在杂草管理中的应用; 研究在入侵种的生活史中, 哪一个特定阶段或时期是其种群动态变化的关键^[62], 哪种取食方式使其受损最严重^[63], 从而可以针对这些特定时期、特定取食方式来选择最有效的生防因子。

(2) 建立生物防治的风险评价体系, 这不仅包括对生防因子的风险评价^[64], 还应从生态、经济、社会等角度对生物防治工作进行全面评估, 包括入侵种减少后对群落组成或生态过程所产生的影响^[16]。

(3) 实施综合的杂草管理策略, 包括限制干扰和恢复本地植被生长^[14], 因为杂草生防脱离了本地种的替代生长, 不可能产生持久的效果。

References

- [1] Xiang Y C, Peng S L, Zhou H C, *et al*. The impacts of non-native species on biodiversity and its control. *Guihai*. 2002, 22 (5): 425–432.
- [2] Mack R N, Simberloff D, Lonsdale W M, *et al*. Biotic invasions causes epidemiology, global consequences and control. *Ecological Applications*. 2000, 10 (3): 689–710.
- [3] Vitousek P M, D'Antonio C M, Loope L L, *et al*. Biological invasions as global environmental change. *American Scientist*. 1996, 84: 468–478.
- [4] Pimentel D, Zuniga R, Morrison D. Environmental and economic costs of non-indigenous species in the United States. *Bioscience*. 2000, 50: 53–65.
- [5] Pimentel D, Zuniga R, Morrison D. Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological Economics*. 2005, 52: 273–288.
- [6] Wan F H, Guo J Y, Wang D H. Alien invasive species in China: their damages and management strategies. *Biodiversity Science*. 2002, 10 (1): 119–125.
- [7] M'Fadyen R E. Biological control of weeds. *Annual Review of Entomology*. 1998, 43: 369–393.
- [8] Ding J Q, Fu W D. Biological control using biodiversity to protect biodiversity. *Biodiversity Science*. 1996, 4 (4): 222–227.
- [9] Ma R Y, Wang R, Ding J Q. Classical biological control of exotic weeds. *Acta Ecologica Sinica*. 2003, 23 (12): 2677–2688.
- [10] Guo J Y, Wan F H, Xie B Y, *et al*. List of the alien invasive species in agriculture and forest and analysis on the information about the species. In: Wan F H, Zheng X B, Guo J Y. *Biology and management of invasive alien species in agriculture and forestry*. Beijing: Scientific Press. 2005. 763–768.
- [11] Wan F H, Ye Z C, Guo J Y, *et al*. The advance and prospect of biological control in China. *Entomological Knowledge*. 2000, 37 (2): 65–75.
- [12] van Driesche R G, Bellows T S. *Biological Control*. New York: Chapman & Hall Press. 1996.
- [13] Randall J M, Tu M. *Biological Control*. In: Tu M, Hurd C, Randall J M. *Weed Control Methods Handbook: Tools and Techniques for use in natural areas*. 2003.

- [14] Denslow J S, D'Antonio C M. After biocontrol: Assessing indirect effects of insect releases. *Biological Control*, 2005, 35 (3): 307–318.
- [15] Goeden R D. A capsule of biological control of weeds. *Biocontrol News and Information*, 1988, 9 (2): 55–61.
- [16] Briese D T. Weed biological control: applying science to solve seemingly intractable problems. *Australian Journal of Entomology*, 2004, 43: 304–317.
- [17] Cory J S, Myers J H. Direct and indirect ecological effects of biological control. *Trends in Ecology & Evolution*, 2000, 15 (4): 137–139.
- [18] Li Z Y, Xie Y. *Invasive species in China*. Beijing: Chinese Forestry Press, 2002.
- [19] McEvoy P B. Insect-plant interactions on a planet of weeds. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2002, 104: 165–179.
- [20] Larson K C. The impact of two gall-forming arthropods on the photosynthetic rates of their hosts. *Oecologia*, 1998, 115: 161–166.
- [21] Crawley M J. Insect herbivores and plant population dynamics. *Annual Review of Entomology*, 1989, 34: 531–564.
- [22] Bigger D S, Marvier M A. How different would a world without herbivory be? A search for generality in Ecology. *Integrative Biology*, 1998, 1: 60–66.
- [23] Carson W P, Root R B. Top-down effect of insect herbivores during early succession: influence on biomass and plant dominance. *Oecologia*, 1999, 121: 260–272.
- [24] Fagan W F, Bishop J G. Trophic interactions during primary succession: herbivores slow a plant reinvasion at Mount St. Helens. *American Naturalist*, 2000, 155: 238–251.
- [25] Maron J L, Vilà M. When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the enemies and biotic resistance hypotheses. *Oikos*, 2001, 95: 361–373.
- [26] Keane R M, Crawley M J. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution*, 2002, 17 (4): 164–170.
- [27] Colautti R I, Ricciardi A, Grigorovich I A, *et al*. Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecology Letters*, 2004, 7: 721–733.
- [28] Harvey P H, Purvis A. Comparative methods for explaining adaptations. *Nature*, 1991, 351: 619–624.
- [29] D'Alt S J, Denslow J S, Ickes K. Natural-enemy release facilitates habitat expansion of the invasive tropical shrub *Clidemia hirta*. *Ecology*, 2004, 85 (2): 471–483.
- [30] Vilà M, Maron J L, Marco L. Evidence for the enemy release hypothesis in *Hypericum perforatum*. *Oecologia*, 2005, 142: 474–479.
- [31] Wolfe L M. Why alien invaders succeed: support for escape from enemy hypothesis. *American Scientist*, 2002, 160 (6): 705–710.
- [32] Mitchell C E, Power A G. Release of invasive plants from fungal and viral pathogens. *Nature*, 2003, 421: 625–627.
- [33] Callaway R M, Thelen G C, Rodriguez A, *et al*. Soil biota and exotic plant invasion. *Nature*, 2004, 427: 731–733.
- [34] Carpenter D, Cappuccino N. Herbivory, time since introduction and the invasiveness of exotic plants. *Journal of Ecology*, 2005, 93: 315–321.
- [35] Schierenbeck K A, Mack R N, Sharitz R R. Effects of herbivory on growth and biomass allocation in native and introduced species of *Lonicera*. *Ecology*, 1994, 75: 1661–1672.
- [36] Agrawal A A, Kotanen P M. Herbivores and the success of exotic plants: a phylogenetically controlled experiment. *Ecology Letters*, 2003, 6: 712–715.
- [37] Pearson D E, Callaway R M. Indirect effects of host-specific biological control agents. *Trends in Ecology & Evolution*, 2003, 18 (9): 456–461.
- [38] Louda S M, Kendall D, Connor J, *et al*. Ecological effects of an insect introduced for the biological control of weeds. *Science*, 1997, 277: 1088–1090.
- [39] Louda S M, Pemberton R W, Johnson M T, *et al*. Nontarget effects: The Achilles' heel of biological control. Retrospective analyses to reduce risk associated with biocontrol introductions. *Annual Review of Entomology*, 2003, 48: 365–396.
- [40] McEvoy P B. Host specificity and biological pest control. *Bioscience*, 1996, 46: 401–405.
- [41] Hoddle M S. The strength of biological control in the battle against invasive pests: a reply. *Conservation Biology*, 2003, 18 (1): 61–64.
- [42] Pearson D E, Callaway R M. Indirect nontarget effects of host-specific biological control agents: implications for biological control. *Biological Control*, 2005, 35 (3): 288–298.
- [43] Louda S M, Amett A E, Rand T A, *et al*. Invasiveness of some biological control insects and adequacy of their ecological risk assessment and regulation. *Conservation Biology*, 2003, 17 (1): 73–82.
- [44] Hennemann K L, Memmott J. Infiltration of a Hawaiian community by introduced biological control agents. *Science*, 2001, 293: 1314–1316.
- [45] Schaffner U. Host range testing of insects for biological weed control: how can it be better interpreted? *BioScience*, 2001, 51: 951–959.
- [46] Harris P. Value of the no-choice test for determining field host ranges and reasons for its failure. 2005. http://res2.agric.ca/lethbridge/weedbio/nochoice-sanschoix_e.htm
- [47] Louda S M, O'Brien C W. Unexpected ecological effects of distributing the exotic weevil *Larinus planus* (F.), for the biological control of Canada thistle. *Conservation Biology*, 2002, 16: 717–727.

- [48] Simberloff D, Stiling P. How risky is biological control? Ecology, 1996, 77 (7): 1965–1974
- [49] Louda S M., Stiling P. The double-edged sword of biological control in conservation and restoration. Conservation Biology, 2004, 18 (1): 50–53
- [50] van Riel P, Jordaens K, Martin A M F, *et al*. Eradication of exotic species. Trends in Ecology & Evolution, 2000, 15 (12): 515
- [51] Agrawal A A. Overcompensation of plants in response to herbivory and the by-product benefits of mutualism. Trends in Plant Science, 2000, 5 (7): 309–313.
- [52] Callaway R M, DeLuca T H, Belliveau W M. Biological control herbivores may increase competitive ability of the noxious *Centaurea maculosa*. Ecology, 1999, 80 (4): 1196–1201.
- [53] Thelen G C, Vivanco J M, Newingham B, *et al*. Insect herbivory stimulates allelopathic exudation by an invasive plant and the suppression of natives. Ecology Letters, 2005, 8: 209–217.
- [54] Pearson D E, McKeelvey K S. Non-target effects of an introduced biological control agent on deer mouse ecology. Oecologia, 2000, 122: 121–128
- [55] Ortega Y, Pearson D E, McKeelvey K S. Effects of biological control agents and exotic plant invasion on deer mouse populations. Ecological Applications, 2004, 14 (1): 241–253.
- [56] Holt R D, Hoehberg M E. Indirect interactions: community modules and biological control: a theoretical perspective. In: Wajnberg E, Scott J K, Quimby P C. Evaluating Indirect Effects of Biological Control. Wallingford, UK: CABI Publishing, 2001, 13–38
- [57] Thomas B, Willis A J. Biocontrol: risky but necessary? Trends in Ecology & Evolution, 1998, 13 (8): 325–329
- [58] Wagge J K. Indirect ecological effects in biological control: the challenge and the opportunity. In: Wajnberg E, Scott J K, Quimby P C. Evaluating indirect ecological effects of biological control. Wallingford, UK: CABI Publishing, 2001, 1–12
- [59] McClay A S, Baklanas J K. The role of pre-release efficacy assessment in selecting classical biological control agents for weeds: applying the Anna Karenina principle. Biological Control, 2005, 35 (3): 197–207.
- [60] van Klinken R D, Edwards O R. Is host-specificity of weed biological control agents likely to evolve rapidly following establishment? Ecology Letters, 2002, 5: 590–596
- [61] Fowler S V, Syrett P, Hill R L. Success and safety in the biological control of environmental weeds in New Zealand. Australian Ecology, 2000, 25: 553–562
- [62] McEvoy P B, Combs E M. Biological control of plant invaders: Regional patterns, field experiments, and structured population models. Ecological Applications, 1999, 9: 387–401.
- [63] Raghu S, Dhileepan. The value of simulating herbivory in selecting effective weed biological control agents. Biological Control, 2005, 34: 265–273
- [64] Wan F H, Ye Z C, Harris P. General methods of risk assessment of biological control agents. Chinese Journal of Biological Control, 1997, 13 (1): 37–41

参考文献:

- [1] 向言词, 彭少麟, 周厚城, 等. 外来种对生物多样性的影响及其控制. 广西植物, 2002, 22 (5): 425–432
- [6] 万方浩, 郭建英, 王德辉. 中国外来入侵生物的危害与管理对策. 生物多样性, 2002, 10 (1): 119–125
- [8] 丁建清, 付卫东. 生物防治, 利用生物多样性保护生物多样性. 生物多样性, 1996, 4 (4): 222–227
- [9] 马瑞燕, 王韧, 丁建清. 利用传统生物防治控制外来杂草的入侵. 生态学报, 2003, 23 (12): 2677–2688
- [10] 郭建英, 万方浩, 谢丙炎, 等. 农林外来入侵物种名录及其信息分析. 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, 763–768
- [11] 万方浩, 叶正楚, 郭建英, 等. 我国生物防治研究的进展及展望. 昆虫知识, 2000, 37 (2): 65–75.
- [18] 李振宇, 解焱. 中国外来入侵种. 北京: 中国林业出版社, 2002
- [64] 万方浩, 叶正楚, Harris P. 生物防治作用物风险评价的方法. 中国生物防治, 1997, 13 (1): 37–41.