

# 世界范围内“四大家鱼”入侵现状及其适应特性

刘东 李思发 唐文乔\*

上海海洋大学鱼类研究室 水产种质资源发掘与利用教育部重点实验室 上海 201306

**摘要:**原产中国的鲢(*Hypophthalmichthys molitrix*)、鳙(*Aristichthys nobilis*)、草鱼(*Ctenopharyngodon idella*)和青鱼(*Mylopharyngodon piceus*),即“四大家鱼”,已分别被引入到世界上很多个国家和地区,在其中将近一半的地区成功入侵,远高于一般入侵生物的建立概率。这与其自身的高繁殖力、宽广的生理耐受性和食性,以及遗传结构多样性等特征有关,还与新栖息地环境因素密切相关。四大家鱼野外繁殖所需的具有一定流量、流速、足够长且通畅的河道,是其成功入侵的必备环境因素;气候因素也影响四大家鱼成功入侵的概率。此外,入侵地的饵料丰度以及与其他入侵生物的协同作用,也能促进四大家鱼在引入地建群之后的入侵速度和程度。

**关键词:**四大家鱼;生物入侵;生物学特性

**中图分类号:**Q958 **文献标识码:**A **文章编号:**0250-3263(2012)04-143-10

## Invasion Status Worldwide of the Four Major Culture Fishes and Their Adaptive Features

LIU Dong LI Si-Fa TANG Wen-Qiao\*

Laboratory of Ichthyology, Shanghai Ocean University, Key Laboratory of Exploration and Utilization of Aquatic Genetic Resources, Ministry of Education, Shanghai 201306, China

**Abstract:** The four fishes, Silver Carp (*Hypophthalmichthys molitrix*), Bighead Carp (*Aristichthys nobilis*), Grass Carp (*Ctenopharyngodon idella*) and Black Carp (*Mylopharyngodon piceus*), are native to China and have been cultured. They have also been introduced to culture in many countries in geographic regions. Approximately the four species have successfully established wild populations in half of those countries. The invading rate is greatly higher than any other invasive species. The success of invasion is attributed to their high fecundities, broad physiological tolerances, variable feeding behaviors and population genetic diversity, as well as the environmental adaptability of new habitats. Any river long enough and with fluent water flow will provide essential environment for their survival and reproduction in the wild. The climatic factors are also significantly correlate with the successful invasion. Furthermore, the abundant food and compatibility with other invasive species also facilitate the four fishes to rapidly become invasive species if their population available in the introduced regions.

**Key words:** The four major culture fishes; Biological invasion; Biological trait

鲤科(Cyprinidae)的鲢(*Hypophthalmichthys molitrix*)、鳙(*Aristichthys nobilis*)、草鱼(*Ctenopharyngodon idella*)和青鱼(*Mylopharyngodon piceus*),自唐朝起即为我国重要的水产养殖种类,被称为“四大家鱼”<sup>[1]</sup>。20世纪中叶前,人

**基金项目** 国家自然科学基金重点项目(No. 30630051),上海市重点学科水生生物学建设项目(No. S30701);

\* 通讯作者, E-mail: wqtang@shou.edu.cn;

**第一作者介绍** 刘东,男,博士;研究方向:鱼类学; E-mail: dliu@shou.edu.cn。

收稿日期:2011-10-09,修回日期:2012-03-14

工养殖的四大家鱼鱼苗,均是从长江和西江等水域捕获的。50年代后,池养四大家鱼人工繁殖先后获得成功<sup>[2]</sup>,结束了世代依赖江中捕捞鱼苗的历史,为水产养殖和生物防治等为目的大规模引种提供了条件。目前,四大家鱼已被引入世界许多国家和地区<sup>[3-4]</sup>,其在适应新环境并大量繁衍后,对引入地水生生态系统产生不同程度的影响,在很多地方被视为重要的外来入侵种(invasive species)<sup>[5]</sup>。

生物入侵已进入一个全球化时代<sup>[6]</sup>。但在入侵种的界定、如何评价外来种对引进地生态系统的影响等问题上,还存在着争论<sup>[7]</sup>。Xie等<sup>[8]</sup>认为在引进地建立了繁殖群体(建群)的外来种,如果明显改变甚至破坏本地生态便属入侵种。并非每个从自然历史分布地非自然地扩散到新栖息地的外来物种,都能视为入侵种。一般而言,外来种成为入侵种,需要历经3个阶段:(1)物种被引入到其自然分布之外的区域;(2)在引入地建立自然繁殖种群;(3)种群扩散,破坏生态,成为入侵种。统计发现,每个相邻阶段的成功机率都很小,约10%的外来种可成为引入地的野外偶见种,其中约10%的偶见种能够建立种群,建群种类中约10%可发展为入侵种,即一个外来物种最终成为入侵种的概率仅约1%<sup>[9]</sup>。判断外来种是否具有潜在的入侵性,主要依据外来种的生物学特征和引入地的环境因子<sup>[10]</sup>。中国四大家鱼的鲢、鳙、草鱼和青鱼已分别被引入到109、38、77和93个国家和地区,其建群数(包括可能建群)分别为54、18、37和44<sup>[11-14]</sup>,建群概率分别为49.5%、47.4%、48.1%和47.3%,远高于“引入-建群”两阶段之间一般物种1%的概率,因而四大家鱼也被视为入侵高风险的鱼类<sup>[15]</sup>。为剖析四大家鱼成功入侵的机制,本文归纳了其扩散的主要途径及其入侵现状,探讨了入侵地环境因子与其成功入侵的相关性,概述了其自身的入侵适应性生物学特性。

## 1 引种释放或逃逸

四大家鱼通过人类活动从东亚的自然分布

区引入到很多国家和地区,其引种目的,一是水产养殖,二是生物防治。对于后者,鲢、鳙和草鱼用于控制水体中泛滥的藻类和水生植物<sup>[16]</sup>;青鱼则用来控制钉螺(*Oncomelania hupensis*)繁衍,消灭寄生虫的中间宿主<sup>[14]</sup>。四大家鱼产半浮性卵(漂流性卵),产卵、孵化和发育需要流水环境,以保证受精卵不至于沉入水底,获得充足的氧气<sup>[17]</sup>。引进的四大家鱼,如果被严格控制在池塘、湖泊和水库等封闭的水域,由于缺乏性腺和受精卵发育所必备的水文条件,种群最终会从这些水域中消失。

但由于管理疏忽或自然灾害,有些个体逃逸或被释放到野外,并在自然水域中建群。鲢自1976年首次引进里海养殖,后来随洪水泛滥发生几次逃逸,1987年鲢产量已占当地渔获量的65%<sup>[13]</sup>。在美国加利福尼亚池塘养殖的鳙,由于挖掘池塘与河流的通道,导致其直接逃逸到了萨克拉门托河(Sacramento River)<sup>[18]</sup>。在一段时间内,鳙也曾作为饵料鱼被广泛释放到自然水域<sup>[13]</sup>。草鱼自1960年代引入美国后投放到野外,后来发现对生态的负面影响,1986年立法禁止草鱼进入自然水域,但现还可在一些河流中捕获建群的草鱼<sup>[11]</sup>。青鱼在幼鱼阶段的外部形态与草鱼相似,常被误作草鱼一起被投放到野外。曾报道在美国马蹄湖(Horseshoe Lake)捕获野生青鱼,随后有目的地引进用于控制钉螺繁衍<sup>[19-20]</sup>。四大家鱼在池塘和水库等条件下养殖,经历了适应性调整,为其逃逸后的建群提供了有利条件。

## 2 建群分布现状

鲢已被引入93个国家和地区<sup>[12-13,16,21]</sup>,其中建群38个,可能建群6个,没有或可能没有建群40个,有引种记录但情况不明9个;鳙已被引入77个国家和地区<sup>[12-13,16,21]</sup>,其中建群33个,可能建群4个,没有或可能没有建群29个,有引种记录但情况不明11个;草鱼被广泛地引种到世界各地,包括美国各大州、南太平洋群岛、亚洲大陆、印度尼西亚、前苏联、欧洲、非洲等共109个国家<sup>[11-13,16,21]</sup>,其中建群31

个,可能建群 23 个,没有或可能没有建群 43 个,有引种记录但情况不明 12 个;青鱼已被引入到 38 个以上的国家和地区<sup>[12-13,16]</sup>,其中已建群 14 个,可能建群 4 个,没有或可能没有建群 14 个,有引种记录但情况不明 5 个。四大家鱼在世界各地的具体分布情况见表 1。

表 1 世界范围内引入四大家鱼的现状

Table 1 Introduced status worldwide of the four culture fishes

国家/地区 Country/area	鲢 Silver Carp				鳙 Bighead Carp				草鱼 Grass Carp				青鱼 Black Carp			
	√	√?	×	?	√	√?	×	?	√	√?	×	?	√	√?	×	?
阿富汗	√				√					√?						
亚美尼亚	√				√						×		√			
孟加拉	√							?		√?						?
古巴	√				√					√?			√			
塞浦路斯	√									√?						
捷克	√				√				√						×	
埃塞俄比亚	√								√							
匈牙利	√				√				√						×	
印度	√						×			√?						
伊朗	√				√				√						×	
伊拉克	√				√				√							
意大利	√				√				√							
日本	√				√				√				√			
约旦	√						×		√							
哈萨克斯坦	√				√				√				√			
朝鲜	√				√						×					
吉尔吉斯斯坦	√								√							
老挝	√				√						×					
拉脱维亚	√							?				?				?
黎巴嫩	√															
巴基斯坦	√							?	√							
波兰	√					√?			√							
罗马尼亚	√				√				√						×	
俄罗斯	√				√				√				√			
沙特阿拉伯	√								√							
斯洛伐克	√					√?					×				×	
塔吉克斯坦	√															
泰国	√				√					√?					×	
土库曼斯坦	√								√				√			
乌克兰	√				√						×					?
美国	√				√				√				√			
乌兹别克斯坦	√				√				√				√			
越南	√				√				√				√			
南斯拉夫	√						×		√						×	
蒙古	√										×					
缅甸	√				√						×					
柬埔寨	√				√						×					
中国云南和甘肃	√				√				√				√			
多米尼加	√?						×				×					
希腊	√?						×			√?						
摩洛哥	√?							?		√?						?
波多黎各	√?								√							
中国台湾	√?				√				√				√			

续表 1

国家/地区 Country/area	鲢 Silver Carp				鳙 Bighead Carp				草鱼 Grass Carp				青鱼 Black Carp			
	√	√?	×	?	√	√?	×	?	√	√?	×	?	√	√?	×	?
土耳其		√?			√						×					
阿尔巴尼亚			×			√?					×					×
阿尔及利亚			×				×		√							
奥地利			×				×				×					×
比利时			×		√				√							
不丹			×					?			×					
巴西			×				×				×					
保加利亚			×				×				×		√			
哥斯达黎加			×				×			√?				√?		
丹麦			×		√						×					
埃及			×				×			√?				√?		
爱沙尼亚			×									?				
斐济			×				×				×					
法国			×				×			√?						
德国			×				×			√?						×
洪都拉斯			×							√?						
印尼			×				×			√?						
以色列			×				×			√?				√?		
莱索托			×				×				×					
卢森堡			×					?								
马达加斯加			×				×									
马拉维			×								×					
马来西亚			×				×				×					×
墨西哥			×		√				√				√			
莫桑比克			×				×				×					
尼泊尔			×				×				×					
荷兰			×			√?										
新西兰			×						√							
尼日利亚			×									?				
巴拿马			×				×			√?						?
秘鲁			×				×			√?						
菲律宾			×		√						×					
卢旺达			×							√?						
新加坡			×				×				×					
南非			×								×					×
斯里兰卡			×				×				×					
瑞典			×		√				√							
瑞士			×				×				×					
坦桑尼亚			×								×					
突尼斯			×							√?						
英国			×				×				×					
赞比亚				?							×					
哥伦比亚				?	√						×					
牙买加				?								?				
毛里求斯				?						√?	×					
摩尔多瓦				?	√							?	√			
巴布亚新几内亚				?							×					
关岛				?			?					?				
津巴布韦				?							×					

续表 1

国家/地区 Country/area	鲢 Silver Carp				鳙 Bighead Carp				草鱼 Grass Carp				青鱼 Black Carp			
	√	√?	×	?	√	√?	×	?	√	√?	×	?	√	√?	×	?
海地				?				?								
斯洛文尼亚					√									√?		
白俄罗斯					√				√							
玻利维亚							×			√?						
文莱							×				×					
克罗地亚								?				?				
加拿大								?			×				×	
阿根廷								?	√							
芬兰									√							
危地马拉											√?					
苏丹											√?					
布隆迪												×				
科特迪瓦												×				
肯尼亚												×				
留尼旺												×				
塞尔维亚												×			×	
乌干达												×				
乌拉圭												×				
安哥拉													?			
圭亚那													?			
阿塞拜疆													?			
阿联酋													?			
合计 Total	38	6	40	9	33	4	29	11	31	23	43	12	14	4	14	5

√:建群;√?:可能建群;×:没有或可能没有建群;?:有引种记录但情况不明。

“√” Population established; “√?” Population possibly established; “×” Population maybe or not established; “?” The status unknown.

### 3 与入侵相适应的生物学特性

四大家鱼能在引入地的新生存环境存活并定居成为繁殖群体,最终成为入侵种,与其生物学特性密切相关,这主要包括繁殖、生理和遗传等方面。

**3.1 繁殖力** 生物入侵过程中,自身的繁殖力是一个关键因素。繁殖力越大,生物入侵的潜力就越高,成功入侵的可能性也就越大<sup>[22]</sup>。四大家鱼的繁殖力很高,并同体长、体重和年龄呈正相关关系。长江鲢、鳙、草鱼和青鱼的怀卵量分别可达 62.2 ~ 86.3、41.4 ~ 96.5、96.2 ~ 143.1 和 21.3 ~ 90.6 万粒/尾<sup>[23]</sup>。在引入地已成功建群的四大家鱼同样具有很高的繁殖力。例如,在美国的密西西比河,鲢怀卵量为 31.5 ~ 134.1 万粒/尾,最高可达 432.9 万粒/尾;在俄罗斯的捷列克河(Terek River),首次性成熟的鳙怀卵 28 万粒/尾,最高可达 186 万粒/尾<sup>[13]</sup>。

在印度的克塔克(Cuttack Region),草鱼怀卵达 30.9 ~ 61.8 万粒/尾<sup>[24]</sup>。在日本的利根川河,青鱼怀卵达 118 万粒/尾<sup>[14]</sup>。研究发现,高繁殖力的物种在引入地较之低繁殖力的物种更易成为优势种<sup>[25]</sup>。四大家鱼的高繁殖力特性,是其在引入地野外成功建群的关键因素之一。

**3.2 生理耐受性** 四大家鱼具有很强的生境适应能力,这有利于在新栖息地的生长、发育和建群。鲢、鳙、草鱼和青鱼对溶解氧的最低需求分别是 0.5、0.5、2.5 和 2.0 mg/L;成鱼生存的温度范围是 4 ~ 40℃、4 ~ 38℃、0 ~ 40℃ 和 1 ~ 40℃;产卵孵化的温度范围是 20 ~ 30℃,最低温度为 18℃;能耐受的盐度分别是 6‰ ~ 12‰,15‰ ~ 20‰,10‰ ~ 17‰ 和 10‰ ~ 12‰;对于 pH 的耐受性,鲢为 7.1 ~ 9.7,鳙为 6.5 ~ 9.2,青鱼为 6 ~ 10<sup>[13-14,26]</sup>。这些环境条件在全球广阔的亚热带和温带地区广泛存在。

**3.3 食性** 鲢和鳙属滤食性鱼类,利用口腔吸

水、通过鳃耙过滤摄取食物。李思发等<sup>[27]</sup>研究发现,鲢和鳙的摄食具有季节性变化。Kolar等<sup>[13]</sup>指出,鲢在食物来源充足时主要摄食蓝藻类的浮游植物,在浮游植物生物量较低时,改为摄食浮游动物;鳙的幼鱼以原生动物和浮游动物为主要食物,随后摄食枝角类和浮游植物,稍大时以较大的浮游动物和浮游植物为食。草鱼在幼鱼阶段,摄食浮游动物、摇蚊幼虫、挠足类、无节幼体和藻类,也会摄食其他仔鱼,其后觅食藻类、轮虫、摇蚊幼虫和无节幼虫等,稍大时用咽齿切割水生植物,开始摄食植物,随后食物组成全部为植物<sup>[28]</sup>。青鱼为肉食性鱼类,幼鱼阶段主要摄食无脊椎动物、浮游动物和水生昆虫,生长一段时间后,改为底栖的螺、蚌等贝类,性成熟的青鱼主要摄食螺类<sup>[14]</sup>。四大家鱼不但在生长的不同阶段可转换食性,也可因食物来源的丰寡而变换食物,这一特性有利于其适应新生境,建立野外种群。

**3.4 遗传结构** 入侵种群一般是由少数的引进个体发展而来的,具有显著的奠基者效应。入侵群体与其原产地群体相比,遗传多样性相对较低,这通常被认为不利于群体发展<sup>[6]</sup>。但鱼类的核基因组较其他脊椎动物具有更多的易变性<sup>[29]</sup>,对草鱼 *Sox* 基因家族的研究发现,其基因组中 *Sox4*、*Sox11* 和 *Sox14* 各有 2 份拷贝,而人类基因组中只有一份拷贝<sup>[30]</sup>。草鱼的长江、珠江和黑龙江的 3 大群体均有各自的 RAPD 特征基因图谱,表明草鱼核基因组具有较高的应对选择压力的能力<sup>[31]</sup>。人工繁殖几十年后的养殖草鱼,在遗传结构、生长及生化等方面较之野生群体表现出一定的差异性,显示草鱼的遗传结构具有可塑性<sup>[32-34]</sup>。中国不同水系的鲢群体具有遗传结构差异<sup>[33,35]</sup>,但由于近交或自交致使群体遗传多样性较低<sup>[36-37]</sup>。分析比较中国、匈牙利多瑙河和美国密西西比河鲢的遗传多样性后发现,中国土著群体与移居海外的群体之间遗传分化显著<sup>[38]</sup>。中国不同鳙群体的遗传结构具有差异性,较易于适应引入地的环境变化,这可能是鳙引种成功率较高的原因之一。分析发现,北美群体线粒体

16S rRNA 基因和 D-loop 区核苷酸具有很高的多态性,表明鳙高度适应引入地的生境,群体经历了快速扩张<sup>[39]</sup>。

## 4 环境因子与成功入侵的相关性

**4.1 生境** 决定四大家鱼在引入地成功建群的必要条件,是新栖息地能否提供其成功繁殖的自然条件,即要有一定流量、流速、且足够长的河道。据文献资料报道<sup>[13,26]</sup>,鲢、鳙、草鱼和青鱼繁殖所需要的河流最小长度分别是 60 km、60 km、50 km 和 37 km,受精卵孵化所需最小流速分别是 0.69 m/s、0.69 m/s、0.45 m/s 和 0.69 m/s。由于四大家鱼产漂流性卵,倘若河道长度不够,受精卵不能获得足够的漂流时间,或水流低于最小流速,受精卵沉入河底,胚胎发育受阻,都不能孵化出鱼苗。如新栖息地不能满足这一繁殖条件,四大家鱼则无法建群,不会成为外来种。

**4.2 气候因子** Bomford 等认为淡水鱼成功入侵的一个重要因素是入侵地与原产地的气候相似程度<sup>[40]</sup>。他们依据动物的引种、建群和未建群等情况,以及入侵地与原产地的温度和降雨等数据,设计了 CLIMATE 软件 (<http://www.brs.gov.au/Climatch>),用于计算入侵地和原产地之间气候匹配程度,以此预测引入种能否建群<sup>[40]</sup>。其方法是把一个引入地划分为若干气候单元,计算引入地的所有气候单元的累计得分,再与原产地的累计得分进行比较,这样即可获知引入地和原产地的气候匹配 (Climate) 程度(划分为 1~10 级)。Climate 评估值为 1~4 级时,认为不可能建群;评估值为 9~10 级时,认为理应适合建群,不需要再评估;评估值为 5~8 级时,则需要实际评估是否成功建群。

采用上述方法评价四大家鱼入侵性的前提,是要了解其原产地的分布。李思忠等<sup>[41]</sup>根据早期文献和化石等资料,分析了四大家鱼的自然分布区,四大家鱼主要分布于中国东部平原的主要水系(表 2)。虽然 Kolar 等<sup>[13]</sup>和 Aitkin 等<sup>[26]</sup>认为乌苏里江、松花江和兴凯湖等

也为鳊的自然分布区,但李思发查明黑龙江无鳊的自然分布<sup>[23]</sup>,本文采信鳊最北分布不达黑龙江这一结果。四大家鱼的自然地理分布区约为 N22 ~ 40° 及 E104 ~ 122° 之间,最北不超过 N51°,最南不到 N19°(图 1)。

表 2 四大家鱼自然分布于我国的主要水系

Table 2 Naturally distribution of the four culture fishes in major drainage, China

主要水系 Major drainage	鲢 Silver Carp	鳊 Bighead Carp	草鱼 Grass Carp	青鱼 Black Carp
黑龙江	√	×	√	√
乌苏里江	√	×	√	√
松花江	√	×	√	√
辽河	√	×	×	×
海河	√	√	√	√
黄河下游上 达汾渭盆地	√	√	√	√
淮河	√	√	√	√
湖南	√	√	√	
长江下 重庆	√	×	√	√
游上达 岷江	×	×	√	√
金沙江	×	×	√	×
钱塘江	√	√	√	√
闽江	√	√	√	√
珠江下游 上达百色	√	√	√	√
元江	√	×	×	×
南渡江	√	×	×	×

√:有自然地理分布;×:没有自然地理分布。

“√” Natural distribution, “×” The drainage without distribution.

我们在世界范围内比较分析了四大家鱼在引入地的存在状态,包括建群、可能建群、没有或可能没有建群的情况(图 1),利用 CLIMATE 软件,在线分析了四大家鱼新栖息地与原产地的气候匹配程度。因青鱼引种的国家和地区相对较少,这里不作分析。分析获得了鲢、鳊及草鱼都建群或未建群的国家和地区的气候匹配程度的结果(表 3)。当两地气候匹配程度为 5 级时(Climate 5),用 SPSS 16.0 软件对已建群和未建群的各 12 个样本的平均值作方差分析,结果显示两者具有显著的相关性( $P=0.041$ ),表明鲢、鳊和草鱼在引入地的建群情况受气候匹配程度的显著影响。分析引入地的纬度分布可发现,鲢、鳊和草鱼 80% 成功建群的事件处于

N20° ~ 50° 范围之内(表 3),与其自然地理分布区纬度大致相当(图 1)。这意味着同一纬度的引入地,可能因为气候,如温度、降水和季节变化等与原产地更相似,增加了其由外来种成为入侵种的概率。

表 3 鲢、鳊和草鱼引入地的气候匹配度和所在纬度

Table 3 Data of climate and latitude in the area fishes introduced and match degree with the data in their native region in China

国家/地区 Country/area	建群情况 Established	气候匹配 5* Climate 5	纬度 Latitude
日本	建群	0.6	31° ~ 41°N
哈萨克斯坦	建群	0.2	40° ~ 55°N
俄罗斯	建群	0.1	41° ~ 81°N
美国	建群	0.4	30° ~ 48°N
越南	建群	0.4	8° ~ 23°N
中国台湾	建群	0.1	21° ~ 25°N
古巴	建群	0.9	19° ~ 23°N
意大利	建群	0.6	38° ~ 47°N
罗马尼亚	建群	0.7	43° ~ 48°N
匈牙利	建群	0.6	45° ~ 48°N
伊朗	建群	0.1	29° ~ 33°N
阿富汗	建群	0.1	30° ~ 40°N
均值 Mean		0.4 ± 0.3	
奥地利	未建群	0.6	47° ~ 50°N
马来西亚	未建群	0	1° ~ 6°N
巴西	未建群	0.2	5°N ~ 33°S
保加利亚	未建群	0.1	41° ~ 44°N
斐济	未建群	0	16° ~ 19°S
莱索托	未建群	0.1	28° ~ 30°S
莫桑比克	未建群	0.5	12° ~ 25°S
尼泊尔	未建群	0.3	27° ~ 30°N
新加坡	未建群	0	1° ~ 2°N
斯里兰卡	未建群	0	6° ~ 9°N
瑞士	未建群	0.1	46° ~ 48°N
英国	未建群	0	50° ~ 62°N
均值 Mean		0.2 ± 0.2	

\* 入侵地和原产地之间气候匹配程度为 5 级时的评估值。

\* The value of climatic match between the introduced areas and the native regions at five levels.

**4.3 食物丰度** 四大家鱼的成功入侵,与入侵地的食物丰度具有相关性。密西西比河中部浮游植物生物量较高,鳊的胃内含物主要为浮游植物,种群也较大;但在浮游植物生物量低的水域,则未能捕获到鳊<sup>[42]</sup>。高密度浮游生物(1 900  $\mu\text{g/L}$ ,叶绿素 a 25  $\mu\text{g/L}$ )的环境有利于

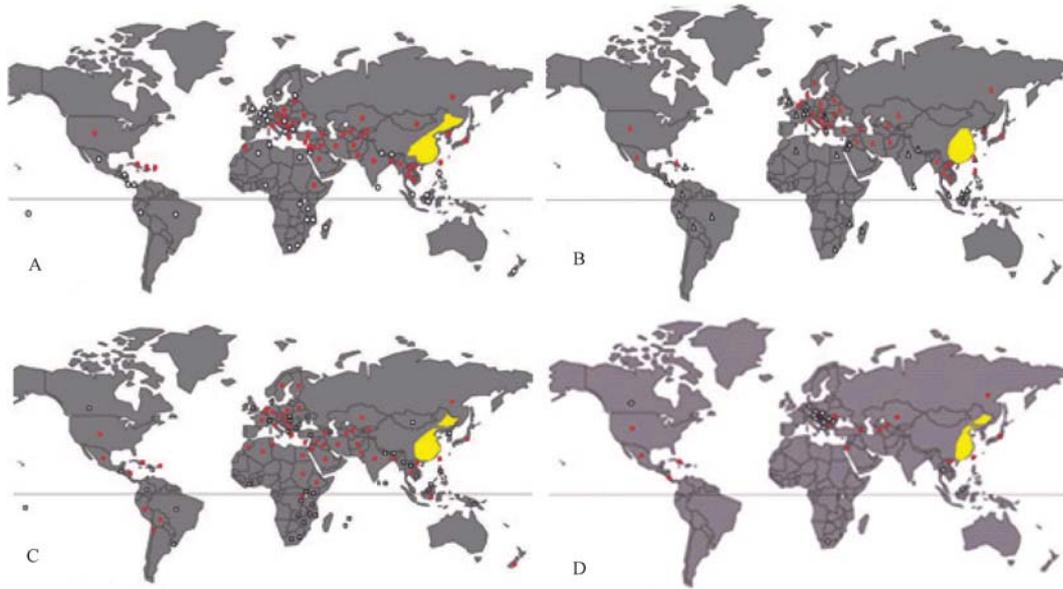


图1 四大家鱼的自然分布区和引进分布区

Fig. 1 The native distribution and the introduced distribution of the four major culture fishes

A: 鲢; B: 鳙; C: 草鱼; D: 青鱼。黄色为自然分布区, 红点为引进后建群或可能建群区, 白点为引进后没有或可能没有建群区。  
A: Silver Carp; B: Bighead Carp; C: Grass Carp; D: Black Carp. Areas in yellow color: native distribution region, Red dots: where invasive population established or probably established, Circle dots: where introduced fishes have not or probably not established population.

幼鳙的快速生长, 增加种群数量, 提高了入侵成功的可能性<sup>[43]</sup>。此外, 超声遥感技术监测鲢和鳙在美国伊利诺斯河的活动规律时发现, 它们常进入一些水流速度相对较慢的水域, 而这些水域通常具有较高密度的浮游生物<sup>[44]</sup>。在草鱼和青鱼成功入侵的生境中, 食物来源通常也很充足。例如美国密西西比河具有众多的支流、沼泽和回水区, 植物繁盛, 为草鱼提供了充足的水生植物和良好的繁殖场所<sup>[45]</sup>, 日本利根川河具有丰富的螺类和贝类, 很适合青鱼生存和繁殖<sup>[14]</sup>。

**4.4 入侵种的协同作用** DeVaney 等<sup>[25]</sup> 和 Chen 等<sup>[46]</sup> 运用预设规则的遗传算法的 GARP (genetic algorithm for rule-set prediction) 和 ENM (ecological niche modeling) 生态位模型, 预测鲢和鳙在北美的潜在入侵范围为密西西比河下游直至新泽西。此模型预测草鱼和青鱼的入侵潜在范围几乎为北美所有主要江河<sup>[11, 14]</sup>。多个外来种一并成功入侵同一自然生境, 该现象可用入侵崩溃 (invasion meltdown) 理论<sup>[47]</sup> 解释。

该理论认为, 同一新栖息地的外来入侵种之间存在协同作用, 早先进入的外来种为后期进入的外来种营造了一种适合生存的环境, 增加存活的可能性, 后期进入的外来种进一步影响生态系统, 有利于更多的后续外来种成功入侵, 这一过程类似于一种链式反应。入侵崩溃效应的一个典型例证是北美五大湖在 20 世纪前半叶有 40 种外来种入侵, 自 1970 年后平均每 8 个月就有 1 个入侵种<sup>[48]</sup>。这是因为一些外来种成功入侵后, 改变了引入地的生态系统, 打乱了土著种群的结构, 创造了一种积极的入侵反馈系统, 有利于其他物种成功入侵。Xie 等<sup>[8]</sup> 统计发现, 云南滇池自 1970 年代起, 引入的外来鱼类已超过 30 种。美国加利福尼亚州外来鱼类占 42%<sup>[49]</sup>。鱼类外来种的先后反复入侵, 加速了后续鱼类入侵成功的机率。原产中国的鲢、鳙和草鱼先后随着其他 120 余种外来种引入到欧洲 6 个国家, 成功建群率高达 26.8%<sup>[10]</sup>, 推测与这种入侵种间的协同作用有一定关系。

## 参 考 文 献

- [ 1 ] 李思发. 长江重要鱼类生物多样性和保护研究. 上海:上海科学技术出版社,2001: 31-64.
- [ 2 ] 刘筠. 中国养殖鱼类繁殖生理学. 北京:中国农业出版社,1993: 10-30.
- [ 3 ] Pflieger W L. Distribution and status of the grass carp (*Ctenopharyngodon idella*) in Missouri streams. *Trans Amer Fish Soc*,1978,107(1): 113-118.
- [ 4 ] Xie P,Liu J K. Practical Success of Biomanipulation using filter-feeding fish to control Cyanobacteria Blooms: A synthesis of decades of research and application in a subtropical Hypereutrophic Lake. *The Scientific World Journal*,2001,1: 337-356.
- [ 5 ] Koel T M,Irons K S,Ratcliff E. Asian Carp Invasion of the Upper Mississippi River System. Long Term Resource Monitoring, Program Project Status Report (PSR 2000-05),2000.
- [ 6 ] Meyerson L A,Mooney H A. Invasive alien species in an era of globalization. *Front Ecol Environ*,2007,5(4): 199-208.
- [ 7 ] 徐承远,张文驹,卢宝荣,等. 生物入侵机制研究进展. *生物多样性*,2001,9(4): 430-438.
- [ 8 ] Xie Y, Li Z Y, Gregg W P, et al. Invasive species in China—an overview. *Biodiversity and Conservation*,2001, 10(8): 1317-1341.
- [ 9 ] Williamson M,Fitter A. The varying success of invaders. *Ecology*,1996,77(6): 1661-1666.
- [ 10 ] García-Berthou E, Alcaraz C, Pou-Rovira Q, et al. Introduction pathways and establishment rates of invasive aquatic species in Europe. *Can J Fish Aquat Sci*,2005,62(2): 453-463.
- [ 11 ] Cudmore B,Mandrak N E. Biological synopsis of grass carp (*Ctenopharyngodon idella*). *Canadian Manuscript Report of Fisheries and Aquatic Sciences* 2705,2004.
- [ 12 ] Froese R,Pauly D. FishBase,World Wide Web electronic publication. 2002. [ EB/OL ]. [ 2011-03-10 ] www.fishbase.org.
- [ 13 ] Kolar C S, Chapman D C, Courtenay W R, et al. Asian carps of the Genus *Hypophthalmichthys* (Pisces, Cyprinidae): a Biological Synopsis and Environmental Risk Assessment. Wisconsin; Report to US Fish and Wildlife Service 94400-3-0128 LaCrosse,2005.
- [ 14 ] Nico L G,Williams J D,Jelks H L. Black Carp; Biological Synopsis and Risk Assessment of an Introduced Fish. Maryland: American Fisheries Society Special Publication, 2005.
- [ 15 ] Copp G H,Vilizzi L,Mumford J,et al. Calibration of FISK, an invasiveness screening tool for nonnative freshwater fishes. *Risk Analysis*,2009,29(3): 457-467.
- [ 16 ] Schofield P J, Williams J D, Nico L G, et al. Foreign Nonindigenous Carps and Minnows (Cyprinidae) in the United States—A Guide to Their Identification, Distribution, and Biology. USGS Scientific Investigations Report,2005: 1-102.
- [ 17 ] 李思发. 长江、珠江、黑龙江鲢、鳙、草鱼种质资源研究. 上海:上海科学技术出版社,1990: 15-45.
- [ 18 ] Dill W A, Cordone A J. History and status of introduced fishes in California,1871-1996. *California Department of Fish and Game Fish Bulletin*,1997,178: 1-414.
- [ 19 ] Chick J H, Maher R J, Burr B M, et al. First black carp captured in U. S. *Science*,2003,300(5627): 1876-1877.
- [ 20 ] Wui Y S, Engle C R. The economic impact of restricting use of black carp for snail control on hybrid striped bass farms. *North American Journal of Aquaculture*, 2007, 69(2): 127-138.
- [ 21 ] 陈宜瑜. 中国动物志: 硬骨鱼纲 中卷 鲤形目. 北京: 科学出版社,1998: 100-231.
- [ 22 ] 陈中义,江红英. 繁殖体压力——一种解释生物入侵的机制. *长江大学学报: 自然科学版*,2008,5(4): 79-84.
- [ 23 ] 李思发. 中国淡水主要养殖鱼类种质研究. 上海: 上海科学技术出版社,1998: 12-56.
- [ 24 ] Chilton E W, Muoneke M I. Biology and management of grass carp (*Ctenopharyngodon idella*, Cyprinidae) for vegetation control: a North American perspective. *Fish Biology and Fisheries*,1992,2(4): 283-320.
- [ 25 ] DeVaney S C, McNyset K M, Williams J B, et al. A tale of four “Carp”: invasion potential and ecological niche modeling. *PLoS One*,2009,4(5): e5451.
- [ 26 ] Aitkin J, Lohr S, Heimowitz P, et al. Columbia River Basin Asia carp risk evaluation. Portland, OR: U S Fish and Wildlife Service,2008.
- [ 27 ] 李思发,杨和荃,陆伟民. 鲢、鳙、草鱼摄食节律和日摄食率的初步研究. *水产学报*,1980,4(3): 275-284.
- [ 28 ] 李长春. 草鱼食性问题的研究. *科学通报*,1981,(5): 311-312.
- [ 29 ] 罗静,杨君兴,张亚平. 鱼类多样性的遗传基础. *动物学研究*,2000,21(2): 158-164.
- [ 30 ] Zhong L, Yu X, Tong J. *Sox* genes in grass carp (*Ctenopharyngodon idella*) with their implications for genome duplication and evolution. *Genet Sel Evol*,2006, 38(6): 673-687.
- [ 31 ] 薛国雄,刘棘,刘洁. 三江水系草鱼种群 RAPD 分析. *中国水产科学*,1998,5(1): 1-5.

- [32] 李思发,吕国庆,贝纳切兹 L. 长江中下游鲢鳙草青四大家鱼线粒体 DNA 多样性分析. *动物学报*,1998,44(1): 82-93.
- [33] 李思发,王强,陈永乐. 长江、珠江、黑龙江三水系的鲢、鳙、草鱼原种种群的生化遗传结构与变异. *水产学报*,1986,10(4): 351-372.
- [34] 杨学明,李思发. 长江鲢、草鱼原种人繁群体生长差异与生化遗传变化. *中国水产科学*,1996,3(4): 1-5.
- [35] 赵金良,李思发. 长江中下游鲢、鳙、草鱼、青鱼种群分化的同工酶分析. *水产学报*,1996,20(2): 104-110.
- [36] 姬长虹,谷晶晶,毛瑞鑫,等. 长江、珠江、黑龙江水系野生鲢遗传多样性的微卫星分析. *水产学报*,2009,33(3): 364-371.
- [37] 朱晓东,耿波,李娇,等. 利用 30 个微卫星标记分析长江中下游鲢群体的遗传多样性. *遗传*,2007,29(6): 705-713.
- [38] 严骏骢,赵金良,李思发,等. 鲢中国土著群体与海外移居群体遗传多样性的 AFLP 分析. *水产学报*,2010,34(5): 673-679.
- [39] Li S F, Yang Q L, Xu J W, et al. Genetic diversity and variation of mitochondrial DNA in native and introduced bighead carp. *Transactions of the American Fisheries Society*,2010,139(4): 937-946.
- [40] Bomford M, Barry S C, Lawrence E. Predicting establishment success for introduced freshwater fishes: a role for climate matching. *Biological Invasions*,2010,12(8): 2559-2571.
- [41] 李思忠,方芳. 鲢、鳙、青、草鱼地理分布的研究. *动物学报*,1990,36(3): 244-250.
- [42] Williamson C J, Garvey J E. Growth, fecundity, and diets of newly established silver carp in the Middle Mississippi River. *Transactions of the American Fisheries Society*,2005,134(6): 1423-1430.
- [43] Cooke S L, Hill W R, Meyer K P. Feeding at different plankton densities alters invasive bighead carp (*Hypophthalmichthys nobilis*) growth and zooplankton species composition. *Hydrobiologia*,2009,625(1): 185-193.
- [44] De Grandchamp K L, Garvey J E, Colombo R E. Movement and habitat selection by invasive Asian carps in a large river. *Transactions of the American Fisheries Society*,2008,137(1): 45-56.
- [45] Raibley P T, Blodgett D, Sparks R E. Evidence of grass carp (*Ctenopharyngodon idella*) reproduction in the Illinois and upper Mississippi Rivers. *J Freshwater Ecol*,1995,10(1): 65-74.
- [46] Chen P F, Wiley E O, Mcnysset K M. Ecological niche modeling as a predictive tool: silver and bighead carps in North America. *Biol Invasions*,2007,9(1): 43-51.
- [47] Simberloff D, von Holle B. Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biol Invasions*,1999,1(1): 21-32.
- [48] Ricciardi A. Facilitative interactions among aquatic invaders: is an "invasional meltdown" occurring in the Great Lakes? *Can J Fish Aquat Sci*,2001,58(12): 2513-2525.
- [49] Moyle P B, Marchetti M P. Predicting invasion success: freshwater fishes in California as a Model. *BioScience*,2006,56(6): 515-524.