

食蚊鱼 (*Gambusia* spp.) 入侵生态学研究进展

陈国柱, 林小涛*, 陈 佩

(暨南大学水生生物研究所, 水体富营养化与赤潮防治广东省教育厅重点实验室, 广州 510632)

摘要: 食蚊鱼 (*Gambusia* spp.) 是原产于北美洲的著名入侵物种, 它对蚊类幼虫具有很强的捕食压力, 被作为疟疾防治生物工具而在全世界温带和热带地区扩散。近 20 多年来的研究认为, 食蚊鱼通过食物竞争和捕食等机制威胁引入地的无脊椎动物、鱼类、两栖类的生存, 显著影响引入地的生物多样性。它们具有广泛的生境适应性、生长迅速、卵胎生、高生殖率、对生殖生态条件无特殊要求等特点。另外, 它们的个体野外寿命不超过 2a, 种群更新速度快, 种群内形成春季和夏季两个繁殖群体, 并具有不同的繁殖生物学特点, 因而形成复杂的世代结构。遗传上, 雌鱼具有混交及能长期贮存精子的特点, 能快速建立种群并克服奠基效应。这些种群通过快速适应性进化而形成一定规模的地理群体。当前, 由于食蚊鱼在预防疟疾的工作中仍具有不可替代的作用, 它会借助于人的作用而继续扩散。为减轻它对非目标地区和非目标生物的影响, 应进一步深入开展其入侵生态学研究。

关键词: 食蚊鱼 (*Gambusia* spp.); 基础生物学; 生态入侵机制; 捕食; 种间竞争

文章编号: 1000-0933(2008)09-4476-10 中图分类号: Q143, Q16, X171 文献标识码: A

Recent progress in the invasion ecology of mosquito fish (*Gambusia* spp.)

CHEN Guo-Zhu, LIN Xiao-Tao*, CHEN Pei

Institute of Hydrobiology, Jinan University; Key Laboratory for Water Eutrophication and Red-tide Control, Department of Education of Guangdong Province, Guangzhou 510632, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(9): 4476 ~ 4485.

Abstract: Mosquito fish (*Gambusia* spp.) were native to North America and had been regarded as evil invasion species. For the great predation pressure on mosquito larvae, they were introduced into temperate and tropic area to control mosquito population in wild since early 20th centuries. The intensive investigations indicated that mosquito fish invasion had great threat on the survival of native invertebrate, fish and amphibian in field through predation and competition, thus having great risk on native aquatic ecosystem.

Mosquito fish had large habitat niches, rapid growth rate, ovoviviparity, high reproduction rate and large adaptation reproduction conditions. In wild, their population sizes increased rapidly, and the individual span were no more than 2 years. In reproduction season, the population formed spring and summer reproduction groups, and they had different reproduction strategy, resulting in complex population structure. In addition, the female had the ability to store sperms from different males for a long time and use these sperms to release several broods in a reproduction season. Such broods had relative high inheritance diversity. By this way, the introduced population could easily to pass through bottle neck to exhibit rapid evolution and form different geo-population. For the sake of mosquito control, mosquito fish dispersal will be

基金项目: 广州市农业科技资助项目 (2008E08)

收稿日期: 2008-01-05; 修订日期: 2008-06-08

作者简介: 陈国柱 (1979 ~), 男, 广东番禺人, 博士生, 主要从事鱼类生态学研究. E-mail: chenguo-zhu79@163.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: tlinxt@jnu.edu.cn

Foundation item: The project was financially supported by agriculture science and technology foundation of Guangzhou (No. 2008E08)

Received date: 2008-01-05; **Accepted date:** 2008-06-08

Biography: CHEN Guo-Zhu, Ph. D. candidate, mainly engaged in fish ecology. E-mail: chenguo-zhu79@163.com

continued in the future, and the ecological invasion risk of such fish needs further study.

Key Words: mosquito fish (*Gambusia* spp.); foundation biology; ecological invasion mechanism; predation; inter-specific competition

生态入侵(ecological invasion)已经成为当今一个重要的生态及经济问题,20 世纪 50 年代以来逐步引起相关研究人员的关注^[1~4]。在水生动物方面,食蚊鱼(*Gambusia* spp.)是原产于北美洲的著名入侵物种^[5],属 鲮形目(Cyprinodontiformes),胎鲮科(Poeciliidae),食蚊鱼属(*Gambusia*)。作为灭蚊防治疟疾最有效的生物工具,食蚊鱼被引进到世界许多地区^[5~9],从而成为了世界性分布的鱼类^[6,10~12]。近 20 余年的研究认为,食蚊鱼的入侵会对引入地的无脊椎动物、鱼类、两栖类的生存造成很大的威胁^[5,13~21],并显著影响特定的水生态系统^[13,22]。食蚊鱼 1927 年从马尼拉经上海引入中国,几十年间已经在长江以南的广大地区扩散分布^[8,23~28],但国内对其入侵所产生的生态影响尚未引起足够的重视^[25,29]。

国际上同称“食蚊鱼”的主要是 *G. affinis* (western mosquito fish) 和 *G. holbrooki* (eastern mosquito fish)^[5,7,11,30],国内一般指称的是 *G. affinis*^[28]。这是两个极为相似的近缘种,曾在很长的一段时间里被划分为一个种的两个亚种,直到 1988 年 Wooten 等才再次将它们区分为两个独立种并得到多数研究者的认同^[7,9,31]。在原产地,它们主要生活在美国东南部、西南部和墨西哥东北部池沼和溪流生境,部分种群可生活在海湾及沿岸地带^[7],一般认为,它们被同时在世界范围内传播^[9,30,31]。本文将从基础生物学、对入侵地生物多样性的影响和入侵机制等几个方面对食蚊鱼入侵生态学研究进展作详细综述。由于 *G. affinis* 和 *G. holbrooki* 在生物学、生态学特别是入侵特性方面均十分接近^[11,32],故本文对两者的相关研究文献一并引用,文中如无特别说明均指 *G. affinis*。

1 基础生物学

食蚊鱼是一种卵胎生鱼类,雄鱼具有由臀鳍特化而形成的交配足,能将精子直接送入雌鱼体内,卵子在体内受精并发育成仔鱼产出^[6,8,11],繁殖季节中一尾雌鱼能多批次产仔^[6,26,33~35]。受水温条件影响,胚胎在雌鱼体内的发育时间在 20~50 d 内变动^[11]。在一定水温条件下(20~34℃),仔鱼产出 18 d 后,雄性个体出现生殖足的分化并在第 40 d 成熟,体长为 17 mm;45~50 d 雌鱼成熟,相应体长为 23~25 mm,体形已明显大于雄鱼^[36]。怀仔的雌鱼游泳能力下降,在临产前达到最低点^[37],其觅食能力受此影响,与非怀仔雌鱼存在差异^[38]。雄性食蚊鱼间有交配权争夺的现象,主雄获得更多的交配机会^[39],雌鱼密度则会对这种交配权争夺行为产生显著影响^[12,40]。

仔鱼产出时体形的大小通常会直接影响到它的存活、生长速度、竞争能力等一系列的适合度(fitness)而被认为是生活史特征的一个重要参数^[41~44]。越冬前,雌鱼在繁殖季节末期而水温仍然较高的情况下就停止繁殖而进行脂肪积累,用于越冬和下一年的早期繁殖^[45]。这种营养积累直接导致了第二年春天繁殖的第一批仔鱼比起其后的仔鱼具有更高的存活率和成熟率,并能繁殖更多的后代,这是一种重要的繁殖策略适应^[44]。

食蚊鱼在各地区的繁殖季节存在差异,是与这些地区气候条件相适应的结果。在原产地美国印第安纳地区,食蚊鱼的繁殖期从 3 月到 9 月^[46],而夏威夷地区则可以周年繁殖^[9]。葡萄牙 Mondengo 河谷地区 4 月到 8 月是繁殖盛期^[10]。匈牙利一个以温泉供水的 Hévíz 湖中,主要繁殖期为 4 月到 7 月份,到 9 月份仔鱼的怀仔率下降到 18%^[47]。在日本中部地区,食蚊鱼的繁殖期则从 5 月到 10 月份^[35,48]。国内广州地区食蚊鱼的繁殖期为 3 月底到 11 月底,1 年的繁殖时间大约为 240 d,估计繁殖水温须在 18℃ 以上^[8];武汉地区室内自然水温条件下 5~10 月份都可繁殖^[49]。

食蚊鱼野外寿命最长不超过两年。多数的温带种群在每年的繁殖期内会形成春季和夏季两个有明显差异的繁殖群体,其中春季繁殖群体在产下 3~5 批仔鱼后在夏季死亡,其后代形成了当年的夏季繁殖群体。而

夏季繁殖群体在越冬前全部死亡,其产生的后代则在越冬后,于第2年的春天形成了新的春季繁殖群体^[6,10,46,50]。这两个群体的平均体长、生长率、平均每胎怀仔数、初产仔鱼个体大小、标准繁殖力和初次性成熟最小体长等繁殖生物学特点存在显著差异^[50]。一般而言,热带地区种群则可以周年繁殖^[9]。过去大多数种群生态学研究集中在其种群结构上^[6,10,46,50],而对种群动态过程关注较少^[10,46],目前对其种群动力学参数及过程了解尚不多。影响食蚊鱼种群数量变化的因素中,已研究的主要有水体生产力、生境中遮蔽物和种内自残行为等^[47,51~55]。

食蚊鱼从1905年前后被开始用作生物灭蚊的最有效工具而广泛扩散^[6],很重要的原因是因为它对蚊类幼虫具有很强的摄食能力。在土耳其稻田区进行的调查显示,食蚊鱼成鱼肠道内容物中按蚊幼虫可占32.8%,而在幼鱼这个比例可达64.8%^[56]。早期的实验室研究显示,23℃的水温条件下体重1.1 g的雌鱼24 h内可以摄食合计1.6 g的438尾蚊幼虫,其摄食量随水温变化而变化^[8]。在与其他种的摄食竞争中,它常具有明显的优势,具有更高的摄食效率^[5,18,32]。食蚊鱼灭蚊防疟作用明显,在已研究的256种鱼类当中无出其右^[8],当前在许多地区仍作为一种重要的生物灭蚊工具。除蚊类幼虫外,桡足类、枝角类、水生昆虫及其幼虫、轮虫等也出现在它的食谱中^[8,31,38,47,56~58],通过捕食作用对引入地水生态系统造成影响。

2 食蚊鱼入侵及其生态影响

2.1 食蚊鱼对水生态系统的作用

无论在原产地或是引入地,食蚊鱼多数时候是作为顶级捕食者而存在于相应的水生态系统,其可以通过下行效应对系统产生系列影响^[32]。例如,在一个人工构建的微型生态系统中,食蚊鱼通过捕食作用极大的降低了池塘生态系统中轮虫、甲壳动物和水生昆虫种群的规模,使得浮游植物得到额外的增长,继而改变了水体理化性质和营养物质含量^[22],如降低了水体透明度,提高了水温,降低了可溶性无机磷含量,增加了有机磷含量等。同时,它的捕食作用还影响了该系统中水生植物群落的演替过程^[22]。而在某些生态系统中,食蚊鱼的引入则会改变原有物种间的竞争关系^[59]。食蚊鱼引入到新的生境后也可能影响到原有生态系统中寄生虫的传染路径^[60,61]。

在某些生态系统中,食蚊鱼在物质循环和能量流动过程中具有重要作用。在葡萄牙中部的 Mondego 河谷下游农田区进行的研究显示,*G. holbrooki* 在这些农业生态系统中扮演了重要角色。它的周年生产量估算是 $3.101 \text{ g}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ (干重) 和 $12.63 \text{ g}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ (湿重),平均生物量是 $2.896 \text{ g}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ (湿重,合 $126.26 \text{ kg}/(\text{hm}^2 \cdot \text{a})$),生长量和生物量比(P/B)为1.071。与其他浮游生物食性的生物(生物量 $9 \sim 24 \text{ kg}/(\text{hm}^2 \cdot \text{a})$,湿重;P/B为0.7~0.8)对比显示出它生长迅速、种群更新快等生活史策略的独特性^[10]。

2.2 食蚊鱼对土著动物的影响

大量的研究表明,食蚊鱼入侵对土著物种和生物多样性产生严重影响。在美国加利福尼亚州南部 Santa Monica 山区10条溪流的调查显示,引入了食蚊鱼的几条溪流中加利福尼亚蝾螈 *Taricha torosa* 均消失,只有未引入的溪流中才能发现蝾螈的卵、幼体和成体^[62]。食蚊鱼的引入也可能影响到美国加利福尼亚的红腿青蛙 (*Rana aurora draytonii*) (Red-legged Frog) 的野外生存^[13]。太平洋树蛙 (*Hyla regilla*) (Pacific tree frog) 的蝌蚪在的食蚊鱼的胃中出现频率为65%左右^[14]。在澳大利亚引入的 *G. holbrooki* 对一种濒危的蛙类绿金腹蛙 *Litoria aurea* 蝌蚪的捕食压力很可能影响了其成年种群的补充量^[16]。*G. holbrooki* 的引入对西班牙伊比利亚半岛的两种齿鲤 *toothcarp* 的野外生存也有严重威胁^[5,18]。食蚊鱼的引入还会促使土著种类生态位变动^[20]。在我国,相关的研究报道尚不多。自20世纪60年代食蚊鱼 *G. affinis* 引入云南后,在多个地方与青鳉 (*Oryzias latipes*) 发生竞争,这些地区青鳉的数量减少,由于被排挤,导致其分布限制在某些特殊的小生境中,部分地区已全部消亡。例如,景洪的一个大池塘(原是澜沧江江畔的一段旧河道)在1973年青鳉仍随处可见,1986年已全部被食蚊鱼所占领^[27]。

2.3 入侵机制

近十多年的研究认为,食蚊鱼通过食物竞争和捕食等对引入地土著物种的生物多样性产生影

响^[5,13~16,18,20,59]。另外,它的一系列生物学特点和生态对策也是它得以成为入侵物种的重要因素。

2.3.1 种间竞争

引入到西班牙伊比利亚半岛的 *G. holbrooki* 与 *Aphanius iberus* 和 *Valencia hispanica* 两种土著鲤科鱼类食物组成高度相似,在中型生态系统实验和实验室观察相结合的研究中了解到 *G. holbrooki* 与此两土著种食物竞争情况颇为激烈。在竞争过程中,系统中的饵料资源并没有减少,但土著种数量不占优势的试验组中其个体的空肠率相当高;而实验室的研究则发现食蚊鱼具有显著高的摄食率和摄食强度,表明食蚊鱼能通过食物资源竞争排挤这两个土著物种^[5]。

然而,有研究指出在 *G. holbrooki* 入侵下某些本地小型鱼类种并不一定会被竞争取代。如在室内对 *G. holbrooki* 和澳大利亚一小型土著鱼类 *Galaxias maculatus* 的竞争关系进行的观察发现,在对遮蔽物和食物资源利用行为上,即使在食蚊鱼数量 3 倍于土著种的情况下食蚊鱼的竞争力对比土著种均没有优势,土著种内部竞争明显强于两者的种间竞争压力^[20]。但由于缺乏野外及其他证据(特别是体长影响)的支持,作者指出上述研究尚难形成定论。

2.3.2 捕食

入侵种的捕食压力通常对土著种具有最直接的影响,食蚊鱼作为捕食者对土著种常具有较强的捕食压力^[15,17,19,32]。食蚊鱼对 7 种无尾两栖类卵的摄食有明显差异,对在永久性水体中产卵的种类的捕食比喜欢在临时性水体产卵的种类显著少,这与各种类抵御捕食的能力有关,通常在永久性水体产卵的种类拥有更大更坚硬的卵夹(egg capsule)^[63]。当作为陌生捕食者的食蚊鱼 *G. holbrooki* 被引入到一些在池塘繁殖的蛙类的蝌蚪当中时,这些蝌蚪便出现明显的避敌反应^[15]。而在室内进行的实验却发现,绿金腹蛙、美洲蟾蜍 *Bufo americanus* 和牛蛙 *Rana catesbeiana* 的蝌蚪在陌生捕食者出现的时候并没有表现出适当的避敌反应,这很可能是造成食蚊鱼对这些两栖类蝌蚪种群具有较高捕食压力的原因^[17,21]。这种情况下,某些两栖类将会选择在最适繁殖生境的边缘区域进行繁殖(亚适生境 Suboptimal environments,如容易干枯的临时性水体)以应对入侵鱼类的捕食风险,这些蝌蚪一旦不能适应这种生境则提高了其繁殖代价而导致种群数量下降^[17]。在野外的调查中,*G. holbrooki* 的存在并不会影响绿金腹蛙对繁殖水域的选择,蝌蚪常常与之共同出现在同一生境^[16],但这种情况下蝌蚪存活到变态期的个体数量很可能会减少^[17],*G. holbrooki* 在绿金腹蛙濒危过程中担当什么样的角色尚不十分清楚。

在一些没有鱼类的临时性水体中,例如一些沼泽地,高山湖泊和水洼地,森林池塘,与外界河流隔绝的水体等,鱼类的引入会使原有系统发生重要变化。在人工控制的微生态系统中模拟美国加利福利亚此类水体引入鱼类的研究,这种水体中一种甲壳类 *Lindieriella occidentalis* 是常见的物种,系统构建后引入食蚊鱼,观察在是否引入食蚊鱼的两种情况下 *L. occidentalis* 的生存和生长情况。在引入了食蚊鱼的实验组中 *L. occidentalis* 的存活率只有 16%,而没有引入食蚊鱼的对照组存活率达 64.0%。在这个模拟系统中食蚊鱼组的无脊椎动物的数量显著下降。在另外进行的投喂实验中,其他食物同时存在时食蚊鱼更喜欢捕食 *L. occidentalis*,结合野外研究证实,食蚊鱼引入后通过捕食作用使一些特殊水体的生物多样性丧失^[19]。

食蚊鱼的捕食作用是某些入侵地土著小型鱼类数量下降的原因。例如,*G. holbrooki* 通过捕食西班牙小型鱼类 *A. iberus* 和 *V. hispanica* 的幼鱼而导致它们数量下降^[18],在另一实验生态学例子中,*G. holbrooki* 通过对 *Heterandria formosa* 幼鱼群体的选择性捕食而影响其种群发展^[64]。在澳大利亚,调查显示 *G. holbrooki* 对几种土著鱼类的仔鱼具有捕食作用^[65]。实验室的研究显示,食蚊鱼对我国华南地区的濒危鱼类唐鱼 *Tanichthys albonubes* 的仔鱼有很强的捕食压力,对唐鱼自然种群具有潜在的威胁^①。在比较了具入侵性的 *G. affinis* 和 *G. holbrooki* 及不具有入侵性的 *G. geiseri* 和 *G. hispaniolae* 的摄食行为后认为具有入侵性的物种常具备更高的摄食率(Feeding rate)和更宽广的食物生态位(Diet breadth)^[32]。

① 陈国柱,林小涛. 食蚊鱼入侵对唐鱼自然种群的潜在威胁. 广东省动物学会 2007 学术交流会论文集,2007. 60.

食蚊鱼作为捕食者,对被捕食者种群还可能产生一些间接的影响。在稻田的围隔实验显示,食蚊鱼的引入可导致库蚊 *Culex tarsalis* 从一龄期到蛹期的存活率提高,其原因是食蚊鱼的引入大大降低了与库蚊进行竞争的水蚤密度^[59]。另外,食蚊鱼所释放的体外激素(Kairmones)能够促使某些蚤类生活史发生改变。例如,食蚊鱼释放的激素刺激 *Daphnia longispina* 产生更多的后代,这些后代更早性成熟、初次性成熟体长减少、所产出的后代幼体个体更小,而这些生活史的改变是被捕食者对风险增加的一种应对,以提高后代个体的适合度^[66]。

2.3.3 生理生态对策

(1) 种群遗传策略与奠基效应(Founder effects)

食蚊鱼被广泛引入到各种生境,通常这些奠基种群规模不会很大,伴随着可能出现的瓶颈效应和基因漂移等遗传学事件,各种群在并不长的时间里就出现了遗传分化及快速进化,这些现象引起了研究者的浓厚兴趣^[30,67~74]。从1968年起,研究人员就开展了对食蚊鱼个体遗传学方面的研究。食蚊鱼 *G. affinis* 的染色体数目为 $2n=48$,雌雄鱼间具有异型性染色体,雄鱼为 WZ,雌鱼为 ZZ,这也是硬骨鱼类为数不多的两性性染色体异型例子^[75]。随后发现 *G. holbrooki* 与 *G. affinis* 性染色体存在差异^[76],这直接导致了后来 Wooten 等将两者从亚种升级归类到不同种^[7]。

食蚊鱼种群遗传学的工作最先在美国进行,在一些人类干扰频繁的生境中遗传学事件十分容易被检出。利用电泳技术对生活于南加利福尼亚州一个用于排放核反应堆冷却水水库(水面面积大约 2000 hm²)中的食蚊鱼 5 对等位基因频率分化进行检测,3 个温度梯度(35~41℃,25~30℃和 17~22℃)的 5 个地点种群两两之间分化明显,且所检测位点均不遵循 Hardy-weinberg 定律。通过这些位点的检测发现成年个体比幼年个体拥有更高的杂合度,杂合性个体比纯合性个体体长更长。杂合个体比例随水温降低依次减少。这些体长与基因型关系及基因型频率在雄性、雌性和幼鱼间的分化很可能是由于环境选择压力通过随机过程实现^[68]。随后对 *G. holbrooki* 在不同地点的研究均发现食蚊鱼种群在空间上相近的地点也出现明显的遗传分化现象^[69,71,72]。即使在只有 10 km 长的河段内,上下游不同地点的种群也会发生明显的分化^[74]。

在更为广阔的生境中的研究发现,食蚊鱼种群的遗传学特点与生境的特点密切相关(例如水温、水文特点和海拔高度等等)。在美国南加利福尼亚州的 Savannah 河灌溉系统对 70 个食蚊鱼种群进行研究发现,溪流、水库和河流间的种群杂合频率明显不同,但所观测的 6 个基因位点在各种群并没有出现杂合频率异常(excesses or deficiencies of heterozygotes)。生活在河中的食蚊鱼种群杂合频率的分化可能是与到水坝或到河口的距离不同所造成。同时,研究还发现,在同一地点相隔数年采集的样品间的等位基因频率也发生了显著变化^[67]。对夏威夷群岛的食蚊鱼从 3 个岛屿 17 个采样点的样品进行比较发现,来自水文稳定的水库的雌鱼与来自流动水域的雌鱼在体长(35.1 vs 32.8 mm)、最低繁殖力(11.9 vs 15.2)、繁殖分配(18.2% vs 22.8%)、胚胎大小(1.95 vs 1.67 mg)、雌鱼的杂合度(0.134 vs 0.158)等方面均有显著差异;而且成鱼与幼鱼的基因型也有显著的差异,表明种群的基因分化可以在短期内发生^[73]。后来的研究证实,通过移殖作用食蚊鱼在短期内(55~58a)就能发生快速进化^[30]。

曾经在很长一段时间里,食蚊鱼种下划分为两个亚种 *G. affinis affinis* 和 *G. affinis holbrooki*^[9,30~31]。Wooten 等为了区分食蚊鱼这两个亚种的分类关系,对美国东南部 76 个地点收集到的食蚊鱼进行了遗传学检查。在 13 个多态位点中,两者在几个位点存在着截然的区别,结合染色体和形态学的研究资料可以判断两者存在着生殖隔离,并且两者在美国东南部的自然分布也不同^[7]。由此他们认为应当将两者恢复为不同的两个物种,分别成为东部食蚊鱼 *G. holbrooki* 和西部食蚊鱼 *G. affinis*。

食蚊鱼具有奇特的混交现象,并且雌鱼能同时贮存多个雄性个体的精子用于多批繁殖,其中的遗传学机制也吸引了许多研究者的注意^[33,77~80]。实验室条件下食蚊鱼雌鱼能利用贮存的雄鱼精子繁殖 4~6 批仔鱼,这些仔鱼中来自各父本的比例是不均等的,利用微卫星(Microsatellite)DNA 技术可对 *G. holbrooki* 在混交过程中各父本精子的分配现象进行研究^[81]。这种现象可能是保持食蚊鱼群体遗传多样性的重要手段^[78,80],但

随后认为混交和能贮存雄鱼精子很长一段时间的特点对于保持群体遗传多样性的作用可能被高估了^[79]。针对利用蛋白质电泳所进行的遗传分析敏感性较低的缺点,后来又建立了利用微卫星 DNA 检测食蚊鱼瓶颈效应的检测方法^[82]。大多数入侵种在入侵初期都会经历瓶颈期(Bottle neck),这是因为奠基种群规模通常很小,从而产生奠基效应^[82]。食蚊鱼雌鱼所具有的混交和能长时间贮存雄鱼精子的特点大大降低它们种群的奠基效应^[32,77,80],例如一尾怀胎的雌鱼引入新水体后短期内就可以独立建立新种群而并不需要雄性的参与^[33]。

事实上,研究者很早就发现食蚊鱼群体的杂合性相当高,没有显示出固化易变等位基因的倾向,遗传多样性比起其他鱼类高得多,并且在扩散过程中在不同的生境中极易发生等位基因频率的分化^[78]。这些特点可能对其在入侵早期种群的发展起重要作用,例如一般而言入侵种可通过快速进化迅速适应入侵地环境^[83]。研究者发现来自于美国德克萨斯州 Texas 祖先群的内华达州 Nevada 的几个引入种群(引入了 55 ~ 58a)在产仔大小、初次性成熟时个体大小及身体脂肪含量等几个特征出现了明显分化。为验证这些分化是由于本身的可塑性还是快速进化造成的,这几个种群部分个体被带回实验室饲养,在相同的饲养条件下培养两代,结果发现初次性成熟时个体大小及身体脂肪含量等两个特点各种群仍有明显区别,因此可以确定这些引入种群确实在引入后发生了快速进化^[30]。他们认为,快速进化对这些引入种群成功定居以及防止其走向灭绝有特殊意义。

(2) 敌害

对捕食者的适应。食蚊鱼是典型的近岸物种,通常在浅水生境中活动^[6,31],这可以有效的躲开深水中捕猎者的捕食。在实验室的研究显示,食蚊鱼 *G. holbrooki* 避敌反应十分奇特,在远距离观察捕食者时倾向使用左眼,而近距离观察捕食者时则多使用右眼^[84],*G. affinis* 也是利用视觉观察捕食者并采取相应的躲避措施^[85]。它的天敌当中除了一些捕食性鱼类外,蛙类和蛇类也会对其进行捕食^[38,60~61],但这些捕食者不会对其种群起决定性的调节作用。

对寄生虫的适应。食蚊鱼在引入中国后,在适应当地环境的同时也成为了当地寄生生物的新宿主。生活在广州的食蚊鱼成为台湾棘带吸虫最适的、稳定的第二中间宿主。这种寄生虫主要寄生在鱼的鳃部,有的地方食蚊鱼感染率达 97.5%,感染强度也较大,并随着其体长的增大而加大,表现了食蚊鱼对台湾棘带吸虫的易感性,但这并不会对种群产生毁灭性影响^[61]。更为重要的是,它作为中间宿主,成为向终末宿主中国水蛇 *Enhydrys chinensis* 传递感染的重要一环,因为它是中国水蛇在当地的食物之一^[61,86]。食蚊鱼也可以作为某种线虫 *Fustrongylides wenrichi* 的中间宿主而使捕食它的牛蛙受到感染^[60],而这种线虫对食蚊鱼本身来说危害并不太严重。

(3) 生境适应性

早在 1907 年,就报道过食蚊鱼能生活在美国新泽西的咸水水域^[87],而 *G. holbrooki* 则能忍受高达 25‰ 的海水盐度^[88],并能在沿岸带建立种群^[31]。食蚊鱼对温度的耐受性也相当强,对生活在南加利福尼亚州 Aiken 附近一座核电站冷却水库中的 *G. holbrooki* 的研究显示,在 35 ~ 41℃, 25 ~ 30℃, 17 ~ 22℃ 的 3 个境地点各自形成了与其他种群在遗传和种群若干特征方面产生了分化的群体^[68]。研究认为食蚊鱼对温度的适应会体现在基因水平,并最终影响它们的适合度(fitness)^[89]。美国犹他州 1932 ~ 1933 年冬天对食蚊鱼进行野放,只有部分个体在有温泉的地方成功越冬,而第二年开始,在其外的寒冷生境中也开始发现食蚊鱼能安全越冬。随后在 1945 的调查发现,食蚊鱼在即使 0℃ 的生境中也能越冬,此后它便在犹他州多个地区扩散开来^[90]。在我国,经过人工的引进和操控,冬季水体会出现结冰的天津地区食蚊鱼也能自然生存^[91]。对温度的适应在地理种群生活史上表现得较为明显,如在温暖的夏威夷,食蚊鱼可以周年繁殖,而在其他四季变化明显的地区则只有在某些季节进行繁殖活动^[9],可见食蚊鱼具有广泛的温度适应性。在光和温度的共同影响下,*G. holbrooki* 雄性的精子生成过程会受到影响,光照周期缩短的情况下雄鱼的精英数量明显减少^[92]。

食蚊鱼对污染环境的适应能力也相当强,例如在一些被煤灰较为严重污染的水体中 *G. holbrooki* 仍能繁

殖^[93]。食蚊鱼对水体低溶氧环境的适应能力也较强,在溶氧为 4mg/L 的环境仍有部分个体能长期生存^[94]。

3 小结与展望

食蚊鱼 1856 年被发现订名,进入 20 世纪后一直因为被用于生物防治而不断在世界各地扩散,其主要的扩散途径为人力。自 Elton 1958 年发表了其名著《The Ecology of Invasions by Animals and Plants》后,生物入侵现象才为人们所广泛关注。食蚊鱼入侵引起人们的重视则是进入 20 世纪 90 年代以后的事情。目前,食蚊鱼入侵生态学领域尚有许多有待解决的问题。

早期为利用食蚊鱼而进行的生态学研究积累的资料为它的入侵生态学研究提供了重要参考,由于在繁殖生物学、遗传学、进化生物学、行为学、生态毒理学等方面它也是一个很好的研究对象,这些领域的研究也将有助加深对它生态入侵机制的了解。目前认为食蚊鱼是具有高度入侵风险的入侵种,尽管如此,它在相当多地区的入侵造成的生态危害情况尚缺乏详细的调查和研究,今后有必要加强这方面的研究力度。另一方面,它如何在某些特定的生境归化而与当地土著种实现共存?这方面的研究资料仍不多见。由于它入侵的生境通常是人类活动干扰强烈的地方(例如溪流、农田、灌溉渠道和人工湖泊等等),它在这些生境中承担着什么样的生态角色?对生物多样性是否仅仅产生不利影响?这些方面都值得探讨。目前,有关食蚊鱼种群调节和控制研究还比较少,与此相关的理论基础如种群动态变化过程中的若干参数尚未明确,它的早期补充机制以及天敌(包括入侵地所面对的新天敌)和其它环境因素对其种群调节的作用等都有待进一步研究。在这些工作基础上对已造成严重危害的被入侵地的生态恢复工作也应当逐步开展。

可以预见今后相当长的时间内,食蚊鱼仍会借助于人力的作用继续扩散,因为在预防疟疾的斗争中它仍具有不可替代的作用。这样,它的入侵风险仍是巨大的。在中国有关食蚊鱼入侵生态学领域尚未开展系统的研究。尽管目前食蚊鱼入侵对社会经济的影响还不明显,但它潜在的生态危害不容忽视。为减轻它对非目标地区和非目标生物的影响,需对它的入侵生态学开展深入的研究。

References:

- [1] Cohen A N, Carlton J T. Accelerating invasion rate in highly invade estuary. *Science*, 1998, 279, 23: 555—557.
- [2] Kolar C S, Lodge D M. Ecological predictions and risk assessment for alien fishes in North America. *Science*, 2002, 298: 1233—1236.
- [3] Xu H G, Qiang S, Han Z M, *et al.* The distribution and introduction pathway of alien invasive species in China. *Biodiversity Science*, 2004, 12 (6): 626—638.
- [4] Chen Y F, Yan Y Z. Evolutionary biology of invasion. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2005, 29(2): 220—224.
- [5] Caiola N, Sostoa de A. Possible reason for the decline of two native tooth carps in the Iberian Peninsula: evidence of competition with the introduced Eastern mosquitofish. *Journal Apply Ichthyology*, 2005, 21: 358—363.
- [6] Krumholz A L. Reproduction in the western mosquitofish, *Gambusia affinis affinis* (Baird and Girard), and its use in mosquito control. *Ecological Monographs*, 1948, 18(1): 1—43.
- [7] Wooten M C, Scribner K T, Smith M H. Genetic variability and systematics of *Gambusia* in the southeastern United States. *Copeia*, 1988, 283—289.
- [8] Pan J H, Su B Z, Zheng W B. Biological characteristics of *Gambusia affinis* and the prospects for its use for mosquito control. *Journal of South China Normal University (Natural Science)*, 1980, (1): 117—138.
- [9] Haynes J L, Cashner R C. Life history and population dynamics of western mosquito fish: a comparison of natural and introduced populations. *Journal of Fish Biology*, 1995, 46: 1026—1041.
- [10] Cabral J A, Margues J C. Life history, population dynamics and production of eastern mosquitofish, *Gambusia holbrooki* (Pisces, Poeciliidae), in rice fields of the lower Mondego River Valley, western Portugal. *Acta Oecologica*, 1999, 20(6): 607—620.
- [11] Pyke G H. A review of the biology of *Gambusia affinis* and *G. holbrooki*. Review in *Fish Biology and Fisheries*, 2005, 15: 339—365.
- [12] Smith C C. Independent effects of male and female density on sexual harassment, female fitness, and male competition for mates in the western mosquitofish *Gambusia affinis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2007, 61: 1349—1358.
- [13] Lawler S P, Dritz D, Strange T. Effect of introduced mosquito fish and bullfrogs on the threatened California red-legged frog. *Conservation Biology*, 1999, 13(3): 613—622.
- [14] Goodsell J A, Kats L B. Effect of introduced mosquito fish on pacific treefrogs and the role of alternative prey. *Conservation Biology*, 1999, 13 (3): 921—924.
- [15] Lane S J, Mahony M J. Larval anurans with synchronous and asynchronous development periods: contrasting responses to water reduction and predator presence. *Journal of Animal Ecology*, 2002, 71: 780—792.

- [16] Hamer A J, Lane S J, Mahony M J. Management of freshwater wetlands for the endangered green and golden bell frog (*Litoria aurea*): roles of habitat determinants and space. *Biological Conservation*, 2002, 106: 413—424.
- [17] Hamer A J, Lane S J, Mahony M J. The role of introduced mosquitofish (*Gambusia holbrooki*) in excluding the native green and golden bell frog (*Litoria aurea*) from original habitats in south-eastern Australia. *Oecologia*, 2002, 132: 445—452.
- [18] Rincón P A, Correas A M, Morcillo F, *et al.* Interaction between the introduced eastern mosquito fish and two autochthonous Spanish toothcarps. *Journal of Fish Biology*, 2002, 61: 1560—1585.
- [19] Karen E L, Sharon P L, Terry S. Effect of an alien fish, *Gambusia affinis*, on an endemic California fairy shrimp, *Linderiella occidentalis*: implications for conservation of diversity in fishless waters. *Biological Conservation*, 2004, 118: 57—65.
- [20] Becker A, Laurenson L J B, Jones P L, *et al.* Competitive interactions between the Australian native fish *Galaxias maculatus* and the exotic mosquitofish *Gambusia holbrooki*, in a series of laboratory experiments. *Hydrobiologia*, 2005, 549: 187—196.
- [21] Smith G R, Boyd A, Dayer C B. Behavioral responses of American toad and bullfrog tadpoles to the presence of cues from the invasive fish, *Gambusia affinis*. *Biological Invasion*, 2008, 10: 743—748.
- [22] Hurlbert S H, Zedler J, Fairbanks D. Ecosystem alteration by mosquito fish (*Gambusia affinis*) predation. *Science, New Series*, 1972, 175 (4022): 639—641.
- [23] Pan J H, Zhang J Y. Studies on the control of the mosquito by applying *Gambusia affinis* over a large breeding area. *Journal of South China Normal University (Natural Science)*, 1981, (1): 54—61.
- [24] Pan J H. Fishery resource of Beijiang River of Pearl River water system. Guangzhou: Science Press, 1983. 13—21.
- [25] Pan J H, Liu C H, Zheng W B. Studies on the fish fauna of the Beijiang river, Guangdong Province. *Journal of South China Normal University (Natural Science)*, 1984, 2: 105—108.
- [26] Zheng W B, Pan J H. Study on the reproductive property of *Gambusia affinis*. *Zoological Research*, 1985, 6(3): 227—231.
- [27] Chen Y R, Hiroshi U, Chu X L. Taxonomy and distribution of the genus *Oryzias* in Yunnan, China. *Acta Zootaxonomica Sinica*, 1989, 14(2): 239—246.
- [28] Pan J H, Zhong L, Zheng C Y. The freshwater fishes of Guangdong Province. Guangzhou: Guangdong Science and Technology Press, 1991. 326—327.
- [29] Li Z Y, Jie Y. Invasive alien species in China. Beijing: China Forestry Publishing House, 2002. 88.
- [30] Stochwell C A, Week S C. Translocation and rapid evolutionary response in recently established population of western mosquitofish (*Gambusia affinis*). *Animal Conservation*, 1999, 2: 103—110.
- [31] GARC A-Berthou E. Food of introduced mosquitofish: ontogenetic diet shift and prey selection. *Journal of Fish Biology*, 1999, 55: 135—147.
- [32] Rehage J S, Barnett B K, Sih A. Foraging behavior and invasiveness: do invasive *Gambusia* exhibit higher feeding rates and broader diets than their noninvasive relatives? *Ecology of Freshwater Fish*, 2005, 14: 352—360.
- [33] Haynes J L. Annual reestablishment of mosquitofish population in Nebraska. *Copeia*, 1993, 1: 232—235.
- [34] Koya Y, Itazu T, Inoue M. Annual reproductive cycle based on histological changes in the ovary of the female mosquitofish, *Gambusia affinis*, in central Japan. *Ichthyological Research*, 1998, 45: 241—248.
- [35] Koya Y, Kamiya E. Environmental regulation of annual reproductive cycle in the mosquitofish, *Gambusia affinis*. *Journal of Experimental Zoology*, 2000, 286: 204—211.
- [36] Gao S T, Liu Z J, Deng Q. Rare, growth and production of mosquito fish. *Freshwater Fishery*, 1995, 25(6): 17—19.
- [37] Plaut I. Does pregnancy affect swimming performance of female mosquitofish, *Gambusia affinis*? *Functional Ecology*, 2002, 16(3): 290—295.
- [38] Cabral J A, Mieiro C L, Marques J C. Environmental and biological factors influence the relationship between a predator fish, *Gambusia holbrooki*, and its main prey in rice fields of the Lower Mondego River Valley (Portugal). *Hydrobiologia*, 1998, 382: 41—51.
- [39] Dadda M, Pilastro A, Bisazza A. Male sexual harassment and female schooling behaviour in the eastern mosquitofish. *Animal Behaviour*, 2005, 70, 463—471.
- [40] Smith C C, Sargent R C. Female fitness declines with increasing female density but not male harassment in the western mosquitofish, *Gambusia affinis*. *Animal Behaviour*, 2006, 71: 401—407.
- [41] Reznick D. 'Grandfather effects': The genetics of interpopulation differences in offspring size in the mosquito fish. *Ecolution*, 1981, 35(5): 941—953.
- [42] Meffe G K. Embryo size variation in mosquitofish: optimality vs plasticity in propagule size. *Copeia*, 1987, 762—768.
- [43] Meffe G K. Offspring size variation in eastern mosquitofish (*Gambusia holbrooki*; Poeciliidae) from thermal environments. *Copeia*, 1991, 10—18.
- [44] Reznick D, Schultz E, Morey S, *et al.* On the virtue of being the first born: the influent of date of birth on fitness the mosquitofish, *Gambusia affinis*. *OIKOS*, 2006, 114: 135—147.
- [45] Meffe G K and Snelson F F. Annual lipid cycle in eastern mosquitofish (*Gambusia holbrooki*; Poeciliidae) from South Carolina. *Copeia*, 1993, 596—604.
- [46] Hughes A L. Seasonal change in fecundity and size at first reproduction in an Indiana population of the mosquitofish *Gambusia affinis*. *The American Midland Naturalist*, 1985, 114(1): 30—36.
- [47] Specziár A. Life history pattern and feeding ecology of the introduced eastern mosquitofish, *Gambusia holbrooki*, in a thermal spa under temperate climate, of Lake Hévíz, Hungary. *Hydrobiologia*, 2004, 522: 249—260.
- [48] Koya Y, Sawaguchi S, Shimizu K, *et al.* Endocrine changes during the onset of vitellogenesis in spring in the mosquitofish. *Fish Physiology and*

- Biochemistry, 2003, 28: 349—350.
- [49] Gao S T, Liu Z J, Deng Q. Ontogenetic growth and gonad development of mosquito fish. Journal of Hubei Education College (Training and Research), 1998, 5: 43—47.
- [50] Fernandez-Delgado C. and Rossomanno S. Reproductive biology of the mosquito fish in a permanent natural lagoon in south-west Spain: two tactics for one species. Journal of Fish Biology, 1997, 51: 80—92.
- [51] Goodyear C P, Boyd C E, Beyers R J. Relationship between primary productivity and mosquito fish (*Gambusia affinis*) production in large microcosms. Limnology and Oceanography, 1972, 17(3): 445—450.
- [52] Dionne M. Cannibalism, food availability, and reproduction in the mosquitofish *Gambusia affinis*: a laboratory experiment. The American Naturalist, 1985, 126(1): 16—23.
- [53] Meffe G K, Crump M L. Possible growth and reproductive benefits of cannibalism in the mosquitofish. The American Naturalist, 1987, 129(3): 203—211.
- [54] Nesbit D H. Cannibalism frequencies in wild population of the eastern mosquitofish (*Gambusia Holbrooki*; Poeciliidae) in South Carolina. Copeia, 1993, 3: 867—870.
- [55] Benoît H P, Post J R, Barbet A D. Recruitment dynamics and size structure in experimental populations of the mosquitofish, *Gambusia affinis*. Copeia, 2000, (1): 216—221.
- [56] Sokolov N P, Chvallva M A. Nutrition of *Gambusia affinis* on the rice fields of Turkestan. The Journal of Animal Ecology, 1936, 5(2): 390—395.
- [57] Bence J R, Murdon W W. Prey size selection by the mosquitofish: relation to optimal diet theory. Ecology, 1986, 67: 324—336.
- [58] Bence J R. Indirect effects and biological control of mosquitos by mosquitofish. Journal of Applied Ecology, 1988, 25: 505—521.
- [59] Blaustein L, Karban R. Indirect effect of the mosquito fish *Gambusia affinis* on the mosquito *Culex tarsalis*. Limnology and Oceanography, 1990, 35(3): 767—771.
- [60] Modzelewski E, Cullery Jr D D. Occurrence of the nematode *Fustrongylides wenrichi* in laboratory reared *Rana catesbeiana*. Copeia, 1974, 4: 1000—1001.
- [61] Zeng B P, Liao X H, Nie P, et al. Monthly changes of the metacercarial cyst infrapopulation of the digenean, *Centrocestus formosanus*, in the gill lamellae of the mosquitofish. Acta Hydrobiologica Sinica, 2005, 29(6): 704—707.
- [62] Gamradt S C, Kats L B. Effect of introduced crayfish and mosquitofish on California Newts. Conservation Biology, 1996, 10(4): 1155—1162.
- [63] Grubb J C. Differential predation by *Gambusia affinis* on the eggs of seven species of anuran amphibians. American Midland Naturalist, 1972, 88(1): 102—108.
- [64] Belk M C, Lydeard C. Effect of *Gambusia holbrooki* on a similar-sized, syntopic poeciliid, *Heterandria Formosa*: competitor of predator? Copeia, 1994, 2: 296—302.
- [65] Ivanstovff W, Aarn. Detection of predation on Australian native fishes by *Gambusia holbrooki*. Australian Journal of Marine and Freshwater Research, 1999, 50: 467—468.
- [66] Castro B B, Consci ncia S, Gon alves F. Life history responses of *Daphnia longispina* to mosquitofish (*Gambusia holbrooki*) and pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) kairomones. Hydrobiologia, 2007, 594: 165—174.
- [67] Smith M W, Smith M H, Chesser R K. Biochemical genetics of mosquitofish. I. environmental correlates, and temporal and spatial heterogeneity of allele frequencies within a river drainage. Copeia, 1983, 1: 182—193.
- [68] Feder J L, Smith M H, Chesser R K, et al. Biochemical genetics of mosquitofish. II. Demographic differentiation of population in a thermally altered reservoir. Copeia, 1984, 4: 108—109.
- [69] McClenaghan Jr L R, Smith M H, Smith M W. Biochemical genetics of mosquitofish. IV. changes of allele frequencies through time and space. Evolution, 1985, 39(2): 451—460.
- [70] Xiong Q M. Isozymes variation of mosquito fish *Gambusia* in different ecological conditions. In: Transaction of the Chinese Ichthyological Society (No. 6). Beijing: Science Press, 1985, 93—105.
- [71] Kennedy P K, Kennedy M L, Zimmerman E G. Biochemical genetics of mosquitofish. V. Perturbation effects on genetic organization of populations. Copeia, 1986, 4: 937—945.
- [72] Hernandez-Martich J D, Smith M H. Patterns of genetic variation in eastern mosquitofish (*Gambusia holbrooki* Girard) from the Piedmont and Coastal Plain of Three Drainages. Copeia, 1990, 3: 619—630.
- [73] Scribner K T, Wooten M C, Smith M H, et al. Variation in life history and genetic traits of Hawaiian mosquitofish population. Evolution, 1992, 47: 632—646.
- [74] Roark S A, Andrews J F, Guttman S I. Population genetic structure of the western mosquitofish, *Gambusia affinis*, in a highly channelized portion of the San Antonio River in San Antonio, TX. Ecotoxicology, 2001, 10: 223—227.
- [75] Chen R T, Ebeling A W. Karyological evidence of female heterogamety in mosquitofish *Gambusia affinis*. Copeia, 1968, 70—75.
- [76] Cataudella S, Sola L. Sex Chromosomes of the mosquitofish (*Gambusia affinis*): an interesting problem for American ichthyologists. Copeia, 1977, 2: 382—384.
- [77] Chesser R K, Smith M W, Smith M H. Biochemical genetics of mosquitofish. III. Incidence and significance of multiple insemination. Genetica, 1984, 64: 77—81.
- [78] Robbins L W, Hartman G D, Smith M H. Dispersal, reproductive strategies, and the maintenance of genetic variability in mosquitofish (*Gambusia*

- affinis*). Copeia, 1987, 1: 156—164.
- [79] Waples R S. Sperm storage, multiple insemination, and genetic variability in mosquitofish: a reassessment. Copeia, 1987, 4: 1068—1071.
- [80] Brown K L. Colonization by mosquitofish (*Gambusia affinis*) of a great plains river basin. Copeia, 1987, 336—351.
- [81] Zane L, Nelson W S, Jones A G, et al. Microsatellite assessment of multiple paternity in natural population of a live-bearing fish, *Gambusia holbrooki*. Journal of Evolution Biology, 1999, 12: 61—69.
- [82] Spencer C C, Neigel J E, Leberg P L. Experimental evaluation of the usefulness of microsatellite DNA for detecting demographic bottlenecks. Molecular Ecology, 2000, 9: 1517—1528.
- [83] Mack R N, Simberloff D, Lonsdale W M, et al. Biotic invasion: causes epidemiology, global consequences, and control. Ecology Application, 2000, 10: 689—710.
- [84] Santi De A, Sovrano V A, Bisazza A, et al. Mosquitofish display differential left- and right-eye use during mirror image scrutiny and predator inspection responses. Animal Behaviour, 2001, 61: 305—310.
- [85] Smith M E, Belk M C. Risk assessment in western mosquitofish (*Gambusia affinis*): do multiple cues have additive effects? Behavioral Ecology and Sociobiology, 2001, 51: 101—107.
- [86] Zeng B P, Liao X H. The definitive hosts of the digenean, *Centrocestus formosanus*. Acta Hydrobiologica Sinica, 1999, 23(2): 190—191.
- [87] Fowler H W. *Gambusia* in New Jersey. Science, New Series, 1907, 26(671): 639.
- [88] Nordlie F G and Mirandi A. Salinity relationships in a freshwater population of eastern mosquito fish. Journal of Fish Biology, 1996, 49: 1226—1232.
- [89] Mulvey M, Keller G P, Meffe G K. Single- and multiple-locus genotypes and life-history responses of *Gambusia holbrooki* reared at two temperature. Evolution, 1994, 48(6): 1810—1819.
- [90] Rees D M. Supplemental notes on mosquito fish in Utah, *Gambusia affinis* (Baird and Girard). Copeia, 1945, 4: 236.
- [91] Gao Y Q, Li Z J, Yu L K, et al. Acclimatized winter condition and its application of mosquito fish in Tanggu, Tianjing. Journal of Environment and Health, 1989, 6(1): 10—12.
- [92] Fraile B, Saez F J, Vicentini C A, et al. Effects of temperature and photoperiod on the *Gambusia affinis holbrooki* testis during the spermatogenesis period. Copeia, 1994, 216—221.
- [93] Staub B P, Hopkins W A, Novak J, et al. Respiratory and reproductive characteristics of eastern mosquitofish (*Gambusia holbrooki*) inhabiting a coal ash settling basin. Archives of Environmental Contamination and Toxicology, 2004, 46: 96—101.
- [94] Chen Z N, Tang L, Dong Y M. The effect of dissolved oxygen and bubbles on fish's survival. Journal of Shanghai Normal University (Natural Sciences), 2007, 36(2): 61—65.

参考文献:

- [3] 徐海根, 强胜, 韩正敏, 等. 中国外来入侵物种的分布与传入路径分析. 生物多样性, 2004, 12(6): 626~638.
- [4] 陈毅峰, 严云志. 生物入侵的进化生物学. 水生生物学报, 2005, 29(2): 220~224.
- [8] 潘炯华, 苏炳之, 郑文彪. 食蚊鱼的生物学特性及其灭蚊利用的展望. 华南师范大学学报(自然科学版), 1980, 1: 118~138.
- [23] 潘炯华, 张剑英. 大面积放养食蚊鱼灭蚊效果观察报告. 华南师范大学学报(自然科学版), 1981, 54~61.
- [24] 潘炯华. 珠江水系北江渔业资源. 广州: 广东科技出版社, 1983. 13~21.
- [25] 潘炯华, 刘成汉, 郑文彪. 广东北江鱼类区系研究. 华南师范大学学报(自然科学版), 1984, 2: 105~108.
- [26] 郑文彪, 潘炯华. 食蚊鱼生殖特性的研究. 动物学研究, 1985, 6(3): 227~231.
- [27] 陈银瑞, 宇和弦, 褚新洛. 云南青鳉鱼类分类和分布. 动物分类学报, 1989, 14(2): 239~246.
- [28] 潘炯华, 钟麟, 郑慈英, 等. 广东淡水鱼类志. 广州: 广东科技出版社, 1991. 326~327.
- [29] 李振宇, 解焱. 中国外来入侵种. 北京: 中国林业出版社, 2002. 88.
- [36] 高书堂, 刘灼见, 邓青. 食蚊鱼饲养、生长、生殖情况概述. 淡水渔业, 1995, 25(6): 17~19.
- [49] 高书堂, 刘灼见, 邓青. 食蚊鱼个体生长与性腺发育观察. 湖北教育学院学报, 1998, 5: 43~47.
- [61] 曾伯平, 廖翔华, 聂品, 等. 食蚊鱼鳃上台湾棘带吸虫囊蚴内种群的月变化. 水生生物学报, 2005, 29(6): 704~707.
- [70] 熊全洙. 不同生态条件下食蚊鱼 *Gambusia* 同工酶的变异. 见: 中国鱼类学会主编. 鱼类学论文集第四辑. 北京: 科学出版社, 1985. 93~105.
- [86] 曾伯平和廖翔华. 台湾棘带吸虫的终末宿主. 水生生物学报, 1999, 23(2): 190~191.
- [91] 高云起, 李泽江, 于连凯, 等. 柳条鱼在天津塘沽区越冬驯化与运用. 环境与健康杂志. 1989, 6(1): 10~12.
- [94] 陈兆南, 谭玲, 董亚明. 溶解氧和气泡对食蚊鱼生存的影响. 上海师范大学学报(自然科学版), 2007, 36(2): 61~65.