

DOI: 10.5846/stxb202207121994

马培振, 左晨霞, 李厚梅, 王海艳, 王庆恒, 张振. 斑纹小贻贝 (*Mytella strigata*) 基础生物学与生物入侵. 生态学报, 2023, 43(13): 5251-5259.

Ma P Z, Zuo C X, Li H M, Wang H Y, Wang Q H, Zhang Z. The basic biology and biological invasion of *Mytella strigata*. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(13): 5251-5259.

斑纹小贻贝 (*Mytella strigata*) 基础生物学与生物入侵

马培振^{1,2}, 左晨霞^{1,3}, 李厚梅^{1,4}, 王海艳^{1,2}, 王庆恒⁵, 张 振^{1,2,6,*}

1 中国科学院海洋研究所海洋生物分类与系统演化实验室, 青岛 266071

2 青岛市海洋生物多样性与保护重点实验室, 青岛 266071

3 青岛大学生命科学学院, 青岛 266071

4 宁波大学海洋学院, 宁波 315211

5 广东海洋大学水产学院, 湛江 524088

6 中国科学院大学, 北京 100049

摘要: 生物入侵是继栖息地破坏之后, 全球生物多样性丧失的第二大驱动因素。近年来, 原产于南美洲地区的斑纹小贻贝 (*Mytella strigata*) 在印度-西太平洋海区被陆续报道, 而我国台湾、广东、海南、福建、广西等省份同样发现斑纹小贻贝, 且其已经建立可自我维持的种群。但是, 作为一种新型入侵生物, 斑纹小贻贝尚未引起国内海洋管理部门和科研人员足够重视, 亟待查明其在我国沿海的分布现状、扩散趋势和生态影响等, 为斑纹小贻贝的检测、监测、防控和管理提供科学依据。综述了斑纹小贻贝的基础生物学特征和全球生物入侵现状, 发现国内的斑纹小贻贝源于南美洲加勒比海地区, 于 2014 年左右通过船舶压舱水或船体生物污垢的形式侵入我国南方沿海并迅速扩散。此外, 斑纹小贻贝在我国生物入侵处于“引进-传播”阶段, 即将大规模扩繁, 因此亟需开展应急清除行动。

关键词: 斑纹小贻贝; 基础生物学; 生物入侵; 特征; 溯源

The basic biology and biological invasion of *Mytella strigata*

MA Peizhen^{1,2}, ZUO Chenxia^{1,3}, LI Houmei^{1,4}, WANG Haiyan^{1,2}, WANG Qingheng⁵, ZHANG Zhen^{1,2,6,*}

1 Department of Marine Organism Taxonomy & Phylogeny, Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China

2 Qingdao Key Laboratory of Marine Biodiversity and Conservation, Qingdao 266071, China

3 College of Life Sciences, Qingdao University, Qingdao 266071, China

4 School of Marine Sciences, Ningbo University, Ningbo 315211, China

5 College of Fisheries, Guangdong Ocean University, Zhanjiang 524088, China

6 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract: Biological invasion is the secondly major driver of global biodiversity loss after habitat destruction. Native to the South America, *Mytella strigata* has been reported in the Indo-Western Pacific regions in recent years, and it has been found in coastal provinces of China, including Taiwan, Guangdong, Hainan, Fujian, and Guangxi, with self-sustaining populations. However, as a new invasive species, *M. strigata* has not drawn enough attention in China, and its distribution status, spread trend and ecological impact need to be determined urgently to provide scientific evidences for detection, monitoring, prevention, and management of *M. strigata*. This study summarizes the basic biology and globally biological invasion of *M. strigata*, proposing that *M. strigata* in China originated from the Caribbean of South America and invaded to the southern coastal China around 2014 via the ship ballast water or biological fouling hull. Besides, the biological invasion

基金项目: 国家自然科学基金青年基金项目 (42006080); 国家重点研发计划 (2019YFD0902100)

收稿日期: 2022-07-12; **网络出版日期:** 2023-03-07

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhangzhen@qdio.ac.cn

of *M. strigata* in China currently is in the stage of “Widespread to Dominant” and it’s about to exponential increase. As a result, emergency clean action needs to be carried out.

Key Words: *Mytella strigata*; basic biology; biological invasion; character; tracing

生物入侵是全球最具挑战的生态问题之一^[1]。我国已确认的入侵生物达 660 多种,其中海洋入侵生物约 43 种^[2-3]。海洋生物的主要入侵途径包括船舶航运、进出口贸易、人为引进等^[4-6],并随着洋流、海流及潮汐等进一步扩散^[7]。海洋入侵生物在入侵地建立可自我维持的庞大种群,不仅影响本地种的生存,破坏海域生态平衡,使生态系统的结构和功能发生改变,还会对养殖业和渔业生产等造成直接经济损失^[3, 8-11]。为有效应对海洋生物入侵、合理开展入侵生物防控,亟需开展入侵生物的生物学、生态学与行为学特征研究,同时加强生物溯源^[12],监测入侵生物的出现或消亡、丰度、分布等,查明入侵生物对特定生物或生态的影响。

贻贝是最典型和最成功的海洋入侵贝类,具有极强的演化韧性,能够快速适应陌生环境并建立稳定种群^[13-14]。代表性入侵物种有紫贻贝(*Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819)、凸壳肌蛤[*Arcuatula senhousia* (Benson, 1842)]、翡翠股贻贝[*Perna viridis* (Linnaeus, 1758)]、股贻贝[*Perna perna* (Linnaeus, 1758)]、沼蛤(*Limnoperna fortunei* Dunker, 1857)、条纹短齿蛤[*Brachidontes striatulus* (Hanley, 1843)]等^[14]。近年来,斑纹小贻贝[*Mytella strigata* (Hanley, 1843)]在印度-西太平洋海域快速入侵和扩散^[14-18],对贻贝、牡蛎和文蛤等贝类养殖造成一定影响^[18]。在我国,台湾、广东、海南、福建和广西等地均发现斑纹小贻贝^[19],已确认的侵入省份同另一种入侵性双壳贝类——萨氏仿贻贝[*Mytilopsis sallei* (Récluz, 1849)]略同。但是,在国内,斑纹小贻贝尚未引起各级管理部门和科研人员的足够重视,检测方法尚不完善,亟需查明当前已入侵海域范围,评估生态影响,并及时加强预警。在此,本文综述了斑纹小贻贝基础生物学特征和国内外入侵情况,有助于管理机构和相关人员更好地了解该入侵种,以期为国内斑纹小贻贝的检测、监测、防控和管理提供科学依据。

1 斑纹小贻贝基础生物学

1.1 分类地位

中文名:斑纹小贻贝

别名:美洲贻贝 American mussel、黑贻贝 charru mussel、热带贻贝 tropical mussel

学名:*Mytella strigata* (Hanley, 1843)

目:贻贝目 Mytilida Férussac, 1822

科:贻贝科 Mytilidae Rafinesque, 1815

属:小贻贝属 *Mytella* Soot-Ryen, 1955

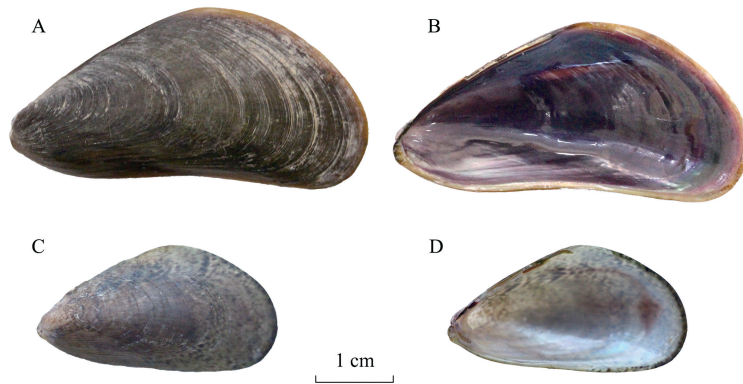
同物异名:*Mytella charruana* (d’Orbigny, 1846)、*Modiola strigata* Hanley, 1843、*Modiolus arciformis* Dall, 1909、*Musculus lebourae* White, 1949、*Mytella falcata* (d’Orbigny, 1846)、*Mytella maracaibensis* Beauperrhuy, 1967、*Mytilus mundahuensis* Duarte, 1926、*Mytilus sinuatus* Reeve, 1857、*Volsella reevei* Angas, 1867 等

1.2 形态特征

斑纹小贻贝壳长可达 6.8 cm^[18]。壳质薄脆。贝壳近楔形,背缘长而直,略陡;后缘圆弧形;腹缘略直,或轻微凹陷。壳顶低,靠近贝壳尖端。壳色多变,常呈三种类型,即大部分亮绿色、橙色到绿褐色到灰色、几乎全是黑色或棕黑色。通常在颜色较浅处可见点、斑或条纹^[14]。壳内面铰合部外韧带基部具内韧带槽,壳前腹区通常具 3 或 4 枚细齿,最多者可达 7 枚。前闭壳肌痕小,椭圆形,近前腹缘;前收足肌痕较小,近似圆形,位于前闭壳肌痕的后背侧;后闭壳肌痕大,近圆形;后收足肌痕细长,与后闭壳肌痕汇合(图 1)^[16, 19-20]。

1.3 地理分布

斑纹小贻贝原产于南美洲大西洋沿岸的委内瑞拉帕里亚湾到阿根廷,随后逐渐扩张至美国加利福尼亚

图 1 斑纹小贻贝壳形态^[19]Fig.1 Shell morphology of *Mytella strigata*

A 示左壳外面棕黑色, B 示右壳内面紫色, 采自海南省群建村; C 示左壳外面绿褐色, D 示右壳内面灰白色, 饰有彩色光泽, 采自广东省东海岛

湾、墨西哥索诺拉州瓜伊马斯北部、秘鲁通贝斯-坎加斯、加拉帕戈斯群岛以及厄瓜多尔等大西洋西部和太平洋东部沿岸海区^[20—24]。现在美国佛罗里达州、印度-西太平洋海区的菲律宾、新加坡、泰国、印度和我国厦门以南沿海也有分布(图 2)。

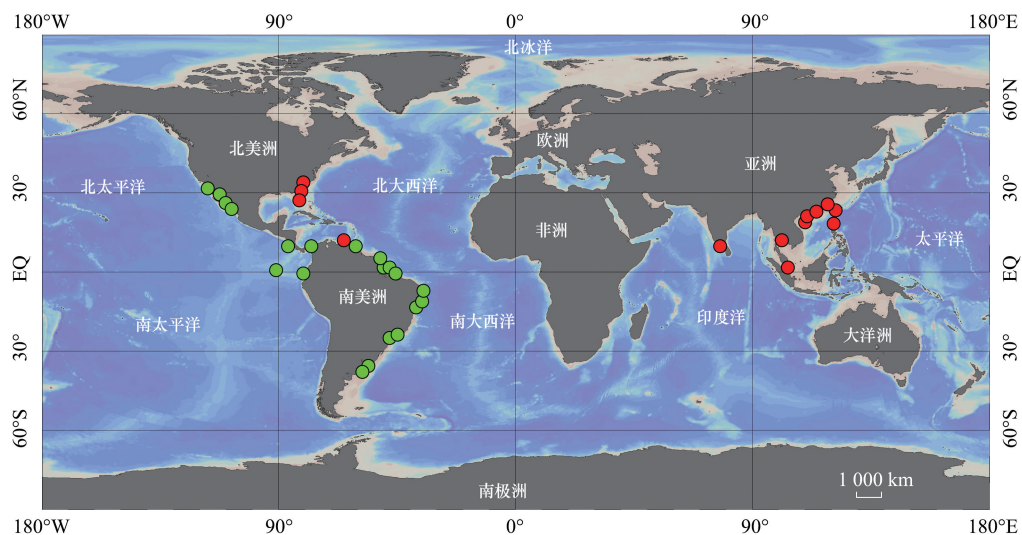


图 2 斑纹小贻贝分布图

Fig.2 Distributions of *Mytella strigata* worldwide

绿圆标注原产地, 红圆表示入侵地

1.4 生活习性

斑纹小贻贝以浮游植物、细菌、溶解有机物等为食, 为滤食性摄食^[25]; 营附着生活, 多栖息于河口或内湾潮间带, 对附着底物有很强的适应性, 可附着于石块、混凝土、木材、船体、网笼、橡胶制品、塑料制品以及泥砂中; 喜集群生活, 密度可达 10000 个/ m^2 ^[14]。

1.5 生态习性

斑纹小贻贝环境适应能力强, 为适高温广盐种, 最适温度范围为 9—31 °C, 最适盐度范围为 2—40, 其中, 幼贝对低盐度的耐受能力较成贝强; 在渐变驯化条件下, 能够适应 55 以上盐度环境^[15, 26—28]。

斑纹小贻贝具有较强的重金属富集能力。对墨西哥马萨特兰港口的斑纹小贻贝研究显示,其软体部钴、镍和锌的含量在夏季最高,分别约为 3.2 $\mu\text{g/g}$ 、12 $\mu\text{g/g}$ 、150 $\mu\text{g/g}$;铬、铜、锰含量则在冬季最高,分别约为 1.5 $\mu\text{g/g}$ 、16 $\mu\text{g/g}$ 和 45 $\mu\text{g/g}$;镉含量常年保持在 0.5—0.6 $\mu\text{g/g}$;铅含量保持在 5—12 $\mu\text{g/g}$ ^[29]。

1.6 繁殖与个体发育特征

斑纹小贻贝雌雄异体,雌雄比例约为 2.55:1,食物不足会导致性逆转现象发生^[30];繁殖力强,生物学最小型为壳长 1.25cm^[30]。在墨西哥,7 月至 10 月为产卵季节,但配子全年发生^[31];在美国莫斯基托潟湖,产卵高峰期为 8 月^[32]。

斑纹小贻贝体外受精,体外发育^[16]。成熟的卵子呈圆球形,黄色,直径约 44.9 μm ;成熟的精子头部直径约 2.4 μm ,尾长 31.1 μm ^[33]。个体发育速度与环境条件密切相关,通常幼虫浮游期 7—15d,浮游幼虫具两个半透明的钙质壳^[33—34]。在温度 28 $^{\circ}\text{C}$ 和盐度 28 条件下,受精卵在受精后 1—2 h 开始第一次卵裂;16—20 h 发育形成 D 型幼虫,壳长约 75 μm ;4d 或 5d 发育成为壳顶幼虫;12d 或 13d 形成足,壳长约 151.3 μm ;14d 开始附着;20—24d 完成变态,形成稚贝,壳长约 771.2 μm ;30d 体长约 1 mm;49d 壳长可达 3 mm^[33]。

1.7 分子生物学特征

斑纹小贻贝线粒体基因遗传方式为双单亲遗传(doubly uniparental inheritance, DUI),即母系线粒体基因存在于体组织和雌性性腺内,并随卵子遗传给所有后代,而父系线粒体基因存在于雄性性腺内,仅通过精子传递给雄性后代^[35—38]。但是,部分斑纹小贻贝闭壳肌中存在父系线粒体细胞色素 C 氧化酶 I(COI)基因,因此表现为非典型的 DUI 遗传模式^[39]。

斑纹小贻贝母系和父系 COI 基因序列差异较大,达 20.5%—20.8%,至少存在 111 个核苷酸差异位点,包括 68 个转换位点和 43 个颠换位点。两种谱系的 COI 基因在 51.2 百万年前开始分离并独立进化,在系统演化中表现出性别相关聚类方式,并各自分成两支,其中一支仅分布于巴西东北部,因此存在隐存种或亚种的可能^[14, 39—40]。尽管斑纹小贻贝线粒体 COI 基因存在性别相关分型,但是,通过线粒体 COI 基因测序并同 GenBank 上已有序列比对的方法是鉴定斑纹小贻贝的最有效途径。

斑纹小贻贝母系线粒体基因组由 16,302 个碱基组成,核苷酸组成为 25.17% A、41.86% T、11.83% C 和 21.13% G,包含 13 个蛋白质编码基因、2 个核糖体 RNA(rRNA)基因和 23 个转运 RNA(tRNA)基因^[41]。

2 斑纹小贻贝生物入侵

2.1 入侵历史

1986 年,美国佛罗里达州杰克逊维尔一家发电厂的海水进水管内发现斑纹小贻贝,是斑纹小贻贝生物入侵的首次记录^[42]。尽管斑纹小贻贝于当年冬季全部死亡,但 2004 年其在佛罗里达州印第安河潟湖再一次被发现,并在佛罗里达州、南卡罗来纳州和佐治亚州海岸迅速扩散^[24, 43—44]。在东南亚地区,斑纹小贻贝于 2014 年首次在菲律宾马尼拉湾发现,其后迅速扩散至甲米地省、布拉干省、巴丹省、班诗兰省和棉兰老岛等周边地区^[15, 45—46]。此后,斑纹小贻贝在新加坡(2016 年)^[14]、泰国(2017 年)^[17]等地陆续被报道。2019 年夏天,印度喀拉拉邦发现斑纹小贻贝,为印度洋海域首次记录^[16]。2021 年,在委内瑞拉安索阿特吉州的海水养虾场发现了大量斑纹小贻贝,被认为是其在美洲的又一次分布扩张^[47]。

在我国,斑纹小贻贝于 2019 年在台湾西南沿海被首次发现^[18]。2020 年 11 月 27 日,本研究团队在广东省湛江市东海岛观察到斑纹小贻贝形成的密度极高的贻贝礁床,密集处超过 10000 个/ m^2 ;2020 年 12 月在海南省海口市曲口渡口、文昌市群建村、万宁市港北港^[19],2021 年 10 月在广西北海市银海区,福建省集美区、翔安区、漳浦县、东山县,广东省汕尾市海埔仔,2022 年 8 月在广东省徐闻县、雷州市,2022 年 9 月份在广西北海市合浦县等地也相继发现斑纹小贻贝(部分结果尚未发表,图 3),但资源量尚未评估。调查发现,斑纹小贻贝在我国沿海呈现出明显的分布扩张。

尽管在 19 世纪中旬,采集地标注为“菲律宾”的样品被鉴定为 *Modiola strigata* (后被修订为 *Mytella*

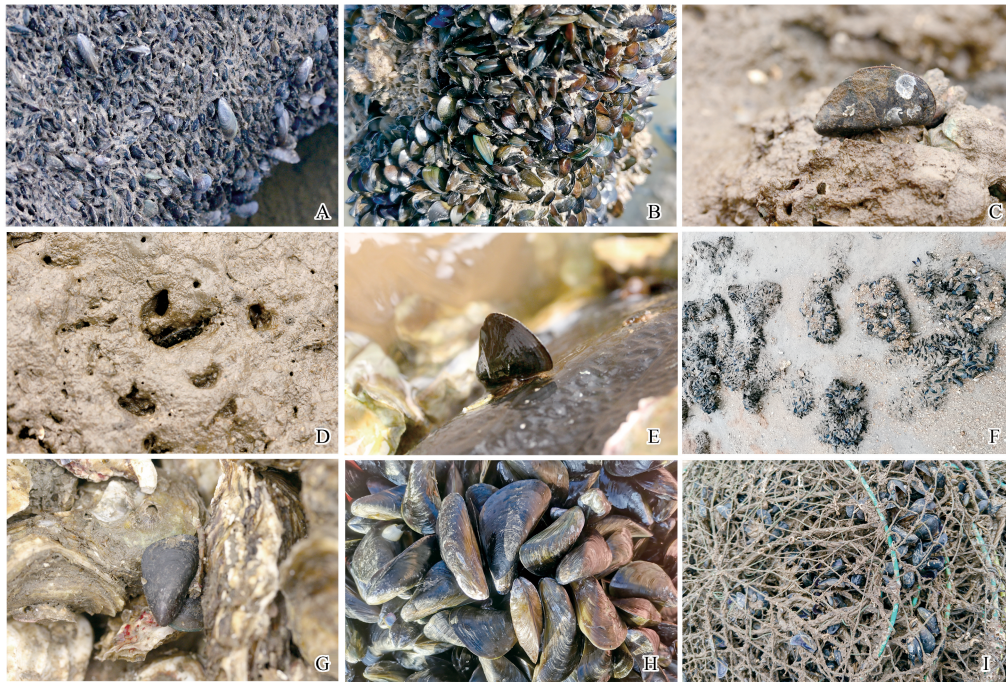


图3 我国发现的斑纹小贻贝

Fig.3 *Mytella strigata* found in China

A, 附着在湛江东海岛石头表面形成贻贝礁床; B, 与翡翠股贻贝共同附着在湛江东海岛木桩上; C, 附着在文昌市群建村潮间带牡蛎壳上; D, 附着在文昌市群建村潮间带沙砾并埋于泥内; E, 附着于万宁市港北港木筏塑料纸外; F, 附着于厦门市集美大桥附近潮间带泥沙; G, 附着在漳州市霞美镇养殖的牡蛎上; H, 售于漳州市东山县西埔中心市场; I, 附着于徐闻县西连镇大井村珍珠贝养殖网笼上

strigata, 即斑纹小贻贝^[48], 但其样品已丢失, 更多学者认为其产地标注错误, 斑纹小贻贝入侵亚洲应是近期发生事件^[14]。根据养殖户提供的信息, 斑纹小贻贝被认为于 2014 年之前侵入台湾^[18]。然而, 斑纹小贻贝生长速度快、繁殖力强, 侵入某地后, 其资源量于次年便可指数增长^[14], 而渔民常将斑纹小贻贝与翡翠股贻贝的幼贝混淆, 因此需要更多分子证据以准确推断入侵时间。COI 基因片段单倍型分析结果显示, 中国、新加坡和菲律宾海域的斑纹小贻贝单倍型存在极大共享性, 故存在直接来源可能, 更可能为相近侵入时间, 即 2014 年前后^[19]。同时, 2014 年之前, 覆盖斑纹小贻贝多个国内采集地的多项潮间带物种资源系统调查均未发现斑纹小贻贝^[49–50], 因此本研究支持斑纹小贻贝入侵我国海区的时间为 2014 年前后的观点。

2.2 溯源与入侵途径

分子遗传评估结果显示, 美国东南部沿海的斑纹小贻贝源于巴西东北部、厄瓜多尔和哥伦比亚海区, 而西太平洋地区的斑纹小贻贝与南美洲加勒比海地区的种群存在直接亲缘关系^[15, 19, 24, 44]。印度地区的斑纹小贻贝则与新加坡种群的亲缘关系近, 可能从东南亚地区经由马六甲海峡到达印度^[16]。

斑纹小贻贝主要经过人类活动方式 (即船舶压舱水和船体生物污损) 通过地理屏障, 达到入侵海域^[14, 16, 18, 51–52]。斑纹小贻贝繁殖力强、生活史具有浮游幼虫期, 故海流作用能够促进其在邻近海区的进一步扩散^[53–56]。但是, 斑纹小贻贝浮游期仅两周^[33], 且潮流往复运动常导致局域性扩散^[7, 54], 经自然扩散途径的生物入侵效率较低。研究证实, 斑纹小贻贝在菲律宾海区自然扩散速度约为 5 年时间 100 km^[56]。因此, 压舱水和生物污损是斑纹小贻贝远距离入侵的关键途径, 而海流和沿岸流则促进了其资源的小范围扩散。

2.3 生态和经济影响

斑纹小贻贝环境适应性强、对底质要求极低且常集群生活, 形成单一优势群落, 与本地物种竞争, 影响本地生物多样性及生态系统服务; 其极高的种群密度易影响渔业生产力, 损害工业设施, 影响航运及水产养

殖业^[56—58]。

斑纹小贻贝和翡翠股贻贝具有相似的生活习性,因此在印度-西太平洋海区快速占据后者的生态位,对翡翠股贻贝的野生种群和养殖群体产生极大影响,导致翡翠股贻贝养殖业损失严重,甚至造成印度喀拉拉邦拉姆萨尔湿地阿什塔穆迪湖的野生翡翠股贻贝几近灭绝^[14, 16—17, 45, 56—58]。在美国佛罗里达州,斑纹小贻贝与当地种贻贝(*Ischadium recurvum*)竞争生态位^[59]。斑纹小贻贝附着于网箱、沉笼、浮漂等牡蛎养殖设施和蚌壳上,与牡蛎竞争食物,对美国、菲律宾的牡蛎养殖业也造成较大影响,减产 60%—70%^[25, 43, 56, 60]。斑纹小贻贝还会附着在养殖网箱、管道中,影响水流交换;其密布于养殖池塘底部,死亡后造成水体缺氧,滋生细菌,影响文蛤、对虾等池塘养殖活动^[17—18, 47]。在印度,许多当地渔民赖以生存的蛤类[*Placuna* sp.、*Marcia recens* (Holten, 1802)]和易氏牡蛎[*Magallana bilineata* (Röding, 1798)]、僧帽牡蛎[*Saccostrea cucullata* (Born, 1778)]等均受斑纹小贻贝快速扩繁而导致采捕量显著减少^[58]。菲律宾棉兰老岛的红树林蟹(*Scylla* spp.)和文蛤[*Meretrix meretrix* (Linnaeus, 1758)]的资源量也因斑纹小贻贝的出现而下降^[46]。斑纹小贻贝在新加坡泥质滩涂上大量繁殖,影响圆尾鲎[*Carcinoscorpius rotundicauda* (Latreille, 1802)]在泥滩钻洞产卵,加重了其资源濒危程度^[61]。

此外,斑纹小贻贝会在潮间带和潮下带形成礁床,致使其他海洋生物无法在上面正常产卵、繁殖,缩小了其他生物的适宜栖息地面积,同时斑纹小贻贝礁床会减缓来往船只的速度,还有可能对船只的引擎或者螺旋桨造成损害^[58]。而斑纹小贻贝密布在船舱底下或管道内,也会造成阻塞^[47, 58]。

在我国,斑纹小贻贝除对台湾地区文蛤池塘养殖造成影响外^[18],目前还在海南^[19]、福建的牡蛎养殖设施上,以及广东的珍珠贝养殖网笼上和沙虫养殖池塘中发现斑纹小贻贝的踪迹,对海水养殖业造成潜在威胁。此外,斑纹小贻贝已经在广东湛江东海岛、厦门集美大桥处大量出现,壳长超过 1.25 cm,已经建立可自我维持的种群,而在东海岛,斑纹小贻贝无论是密度还是壳长均高于当地翡翠股贻贝,因此,其对我国海域的生态影响亟需评估。

2.4 开发利用策略

尽管斑纹小贻贝在印度-西太平洋海区为入侵生物,但仍具一定食用价值。在泰国和菲律宾的非翡翠股贻贝养殖区,当地居民将斑纹小贻贝作为食物,其在泰国湾的市场售价甚至与翡翠股贻贝相近^[17, 56]。在菲律宾巴丹省,斑纹小贻贝被用作饲料喂养鸭子、泥蟹和淡水虾,也有渔民将其用作钓饵,或将其发酵、加工后作为食物售卖。在菲律宾萨马尔地区,斑纹小贻贝被作为赤潮监测的指示生物^[56]。

在福建漳州东山县市场,已有当地居民将斑纹小贻贝作为海鲜售卖,价格为 1.5—2.0 元/斤。在海南群建村也有当地人采集斑纹小贻贝作为食物^[19]。但是,由于斑纹小贻贝喜栖内湾,特别在富营养化和污染严重的海区生物量较大,且具有重金属富集能力^[29],因此其作为食物的安全性尚需评估。

3 我国斑纹小贻贝防控形势与任务

总体而言,我国各级政府已经认识到管理海洋入侵生物的重要性,但对外来海洋生物入侵的研究还处于起步阶段。根据调查结果,目前斑纹小贻贝在我国的入侵正处于生物入侵的阶段 III“引进”至阶段 IV“传播”阶段^[62],即入侵生物防治的关键时期,即将开始大规模扩繁,亟需收集斑纹小贻贝在我国入侵的本底资料,查明分布范围和特点,及时开展清除行动,避免发生进一步扩散与指数增长。与此同时,应将航运压舱水和生物污损中斑纹小贻贝作为口岸生物安全防控的重要监测指标,避免发生多次入侵。此外,应尽早评估斑纹小贻贝对我国沿海生态和经济影响,加强预警,提前制定防控措施以应对潜在的生态灾害。

4 总结

斑纹小贻贝在我国沿海乃至印度-西太平洋海区的进一步入侵和扩散已成不可避免之势,现代航运的快速发展为斑纹小贻贝的生物入侵提供新契机,而全球变暖使斑纹小贻贝在我国的分布区向北扩展成为可能。

了解斑纹小贻贝的生物学特征,区域协同针对性开展监测、防控和治理,是国家生态安全 and 经济稳定发展的重要保障。

参考文献 (References):

- [1] Encarnação J, Teodósio M A, Morais P. Citizen science and biological invasions; A review. *Frontiers in Environmental Science*, 2021, 8: 602980.
- [2] 中华人民共和国生态环境部. 2020 中国生态环境状况公报. 北京: 中华人民共和国生态环境部, 2021.
- [3] 宋积文, 董艳红, 李海涛, 赵研. 中国近海入侵贝类及其影响. *生物安全学报*, 2015, 24(3): 177-183.
- [4] Hewitt C L, Gollasch S, Minchin D. The vessel as a vector-biofouling, ballast water and sediments//Rilov G, Crooks J A, eds., *Biological Invasions in Marine Ecosystems*. Berlin Heidelberg: Springer, 2009: 117-131.
- [5] Lockwood J L, Hoopes M F, Marchetti M P. *Invasion Ecology*. 2nd ed. Chichester: Wiley-Blackwell, 2013.
- [6] Geburzi J C, McCarthy M L. How do they do it? -Understanding the success of marine invasive species//Jungblut S, Liebich V, Bode M, eds. *YOUMARES 8-Oceans Across Boundaries: Learning from Each Other*. Cham: Springer, 2018: 109-124.
- [7] Robins P E, Neill S P, Giménez L, Jenkins S R, Malham S K. Physical and biological controls on larval dispersal and connectivity in a highly energetic shelf sea. *Limnology and Oceanography*, 2013, 58(2): 505-524.
- [8] Sousa R, Morais P, Dias E, Antunes C. Biological invasions and ecosystem functioning: time to merge. *Biological Invasions*, 2011, 13(5): 1055-1058.
- [9] Kumschick S, Gaertner M, Vilà M, Essl F, Jeschke J M, Pyšek P, Ricciardi A, Bacher S, Blackburn T M, Dick J T A, Evans T, Hulme P E, Kühn I, Mrugała A, Pergl J, Rabitsch W, Richardson D M, Sendek A, Winter M. Ecological impacts of alien species: quantification, scope, caveats, and recommendations. *Bioscience*, 2015, 65(1): 55-63.
- [10] Diagne C, Leroy B, Vaissière A C, Gozlan R E, Roiz D, Jarić I, Salles J M, Bradshaw C J A, Courchamp F. High and rising economic costs of biological invasions worldwide. *Nature*, 2021, 592(7855): 571-576.
- [11] Molnar J L, Gamboa R L, Revenga C, Spalding M D. Assessing the global threat of invasive species to marine biodiversity. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2008, 6(9): 485-492.
- [12] Pergl J, Pyšek P, Essl F, Jeschke J M, Courchamp F, Geist J, Hejda M, Kowarik I, Mill A, Musseau C, Pipek P, Saul W C, von Schmalensee M, Strayer D. Need for routine tracking of biological invasions. *Conservation Biology*, 2020, 34(5): 1311-1314.
- [13] Morton B. Evolution and adaptive radiation in the Mytiloidea (Bivalvia): clues from the pericardial-posterior byssal retractor musculature complex. *Molluscan Research*, 2015, 35(4): 227-245.
- [14] Lim J Y, Tay T S, Lim C S, Lee S S C, Teo S L -M, Tan K S. *Mytella strigata* (Bivalvia: Mytilidae): an alien mussel recently introduced to Singapore and spreading rapidly. *Molluscan Research*, 2018, 38(3): 170-186.
- [15] Rice M A, Rawson P D, Salinas A D, Rosario W R. Identification and salinity tolerance of the western hemisphere mussel *Mytella charruana* (D'Orbigny, 1842) in the Philippines. *Journal of Shellfish Research*, 2016, 35(4): 865-873.
- [16] Jayachandran P R, Aneesh B P, Oliver G, Philomina J, Jima M, Harikrishnan K, Nandan S B. First record of the alien invasive biofouling mussel *Mytella strigata* (Hanley, 1843) (Mollusca: Mytilidae) from Indian waters. *BioInvasions Records*, 2019, 8(4): 828-837.
- [17] Sanpanich K, Wells F E. *Mytella strigata* (Hanley, 1843) emerging as an invasive marine threat in Southeast Asia. *BioInvasions Records*, 2019, 8(2): 343-356.
- [18] Huang Y C, Li Z K, Chen W L, Chan C C, Hsu H Y, Lin Y T, Huang Y S, Han Y S. First record of the invasive biofouling mussel *Mytella strigata* (Hanley, 1843) (Bivalvia: Mytilidae) from clam ponds in Taiwan. *BioInvasions Records*, 2021, 10(2): 304-312.
- [19] Ma P Z, Li H M, Liu Y M, Li C, Zhang Z, Wang H Y. First confirmed occurrence of the invasive mussel *Mytella strigata* (Hanley, 1843) in Guangdong and Hainan, China, and Indo-West Pacific regions. *BioInvasions Records*, 2022, 11(4): 947-963.
- [20] Soot-Ryen T. A report on the family Mytilidae (Pelecypoda). *Allan Hancock Pacific Expeditions*, 1955, 20(1): 1-175.
- [21] Coan E V, Valentich-Scott P. *Bivalve seashells of Tropical West America*. Santa Barbara: Santa Barbara Museum of Natural History, 2012.
- [22] Keen A M. *Sea shells of tropical West America*. California: Stanford University Press, 1971.
- [23] Boehs G, Absher T M, de Cruz-Kaled A. Composition and distribution of benthic molluscs on intertidal flats of Paranaguá Bay (Paraná, Brazil). *Scientia Marina*, 2004, 68(4): 537-543.
- [24] Calazans C S H, Walters L J, Fernandes F C, Ferreira C E L, Hoffman E A. Genetic structure provides insights into the geographic origins and temporal change in the invasive charru mussel (*Sururu*) in the southeastern United States. *PLoS One*, 2017, 12(7): e0180619.
- [25] Galimany E, Freeman C J, Lunt J, Domingos A, Sacks P, Walters L. Feeding competition between the native oyster *Crassostrea virginica* and the invasive mussel *Mytella charruana*. *Marine Ecology Progress Series*, 2017, 564: 57-66.

- [26] Yuan W, Walters L J, Hoffman E A, Schneider K R. Limits on survival: examining salinity tolerance in the non-native charru mussel, *Mytella charruana*. Integrative and Comparative Biology, 2009, 49(S1): e330.
- [27] Yuan W, Walters L J, Schneider K R, Hoffman E A. Exploring the survival threshold: a study of salinity tolerance of the nonnative mussel *Mytella charruana*. Journal of Shellfish Research, 2010, 29(2): 415-422.
- [28] Yuan W S, Walters L J, Brodsky S A, Schneider K R, Hoffman E A. Synergistic effects of salinity and temperature on the survival of two nonnative bivalve molluscs, *Perna viridis* (Linnaeus 1758) and *Mytella charruana* (d'Orbigny 1846). Journal of Marine Biology, 2016: 9261309.
- [29] Marmolejo-Rivas C, Páez-Osuna F. Trace metals in tropical coastal lagoon bivalves, *Mytella strigata*. Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology, 1990, 45(4): 545-551.
- [30] Stenyakina A, Walters L J, Hoffman E A, Calestani C. Food availability and sex reversal in *Mytella charruana*, an introduced bivalve in the southeastern United States. Molecular Reproduction and Development, 2010, 77(3): 222-230.
- [31] Cárdenas E B, Aranda D A. A review of reproductive patterns of bivalve mollusks from Mexico. Bulletin of Marine Science, 2000, 66(1): 13-27.
- [32] Gilg M R, Hoffman E A, Schneider K R, Ryabinov J, El-Khoury C, Waters L J. Recruitment preferences of non-native mussels: interaction between marine invasions and land-use changes. Journal of Molluscan Studies, 2010, 76(4): 333-339.
- [33] Tay T S, Gan B Q, Lee S C S, Lim C S, Tan K S, Teo S L M. Larval development of the invasive charru mussel, *Mytella strigata* (Bivalvia: Mytilidae). Invertebrate Reproduction & Development, 2018, 62(4): 248-256.
- [34] de Oliveira M E G C, Russo C A M, Lazoski C, Vianna P R F G, Solé-Cava A M. Genetic variation and population structure of two species of neotropical mud-mussels (*Mytella* spp.). Genetics Molecular Researcher, 2005, 4(2): 197-202.
- [35] Garrido-Ramos M A, Stewart D T, Sutherland B W, Zouros E. The distribution of male-transmitted and female-transmitted mitochondrial DNA types in somatic tissues of blue mussels: Implications for the operation of doubly uniparental inheritance of mitochondrial DNA. Genome, 1998, 41(6): 818-824.
- [36] Gusman A, Lecomte S, Stewart D T, Passamonti M, Breton S. Pursuing the quest for better understanding the taxonomic distribution of the system of doubly uniparental inheritance of mtDNA. PeerJ, 2016, 4: e2760.
- [37] Stewart D T, Saavedra C, Stanwood R R, Ball A O, Zouros E. Male and female mitochondrial DNA lineages in the blue mussel (*Mytilus edulis*) species group. Molecular Biology and Evolution, 1995, 12(5): 735-747.
- [38] Theologidis I, Fodelianakis S, Gaspar M B, Zouros E. Doubly uniparental inheritance (DUI) of mitochondrial DNA in *Donax trunculus* (Bivalvia: Donacidae) and the problem of its sporadic detection in Bivalvia. Evolution, 2008, 62(4): 959-970.
- [39] Alves F A, Beasley C R, Hoeh W R, da Rocha R M, Simone L R, Tagliaro C H. Detection of mitochondrial DNA heteroplasmy suggests a doubly uniparental inheritance pattern in the mussel *Mytella charruana*. Brazilian Journal of Biosciences, 2012, 10(2): 176-185.
- [40] de Souza T O, Alves F A dS, Beasley C R, de Simone L R L, Marques-Silva N dS, Santos-Neto G dC, Tagliaro C H. Population structure and identification of two matrilinear and one patrilinear mitochondrial lineages in the mussel *Mytella charruana*. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2015, 156: 165-174.
- [41] Sung C H, Lin C H, Huang C W, Wang L J. Characterization and phylogenetic analysis of the complete mitochondrial genome of *Mytella strigata* (Hanley 1843) (Bivalvia: Mytiloida: Mytilidae). Mitochondrial DNA Part B, 2021, 6(8): 2345-2347.
- [42] Lee H G. Immigrant mussel settles in Northside generator. [2022-09-07]. <http://www.jaxshells.org/immigran.htm>.
- [43] Boudreaux M L, Walters L J. *Mytella charruana* (Bivalvia: Mytilidae): a new, invasive bivalve in Mosquito Lagoon, Florida. Nautilus, 2006, 120(1): 34-36.
- [44] Gillis N K, Walters L J, Fernandes F C, Hoffman E A. Higher genetic diversity in introduced than in native populations of the mussel *Mytella charruana*; evidence of population admixture at introduction sites. Diversity and Distributions, 2009, 15(5): 784-795.
- [45] Vallejo Jr B, Conejar-Espedido J, Manubag L, Artiaga K C C, Damatac II A M, Imperia I C V J, Itong T A B, Fontanilla I K, Cao E P. First record of the charru mussel *Mytella charruana* d'Orbigny, 1846 (Bivalvia: Mytilidae) from Manila Bay, Luzon, Philippines. BioInvasions Records, 2017, 6(1): 49-55.
- [46] Fabiosa M P, Abao C A A, Fabiosa N P, Uba K I N. First record of the invasive mussel *Mytella strigata* (Mollusca: Bivalvia: Mytilidae) in Panglil Bay, southern Philippines. Journal of Environment and Aquatic Resources, 2021, 6: 35-46.
- [47] Lodeiros C, Hernández-Reyes D, Salazar J M, Rey-Méndez M, González-Henríquez N. First report of the mussel *Mytella strigata* (Hanley, 1843) in the Venezuelan Caribbean from an invasion in a shrimp farm. Latin American Journal of Aquatic Research, 2021, 49(3): 531-537.
- [48] Reeve L A. Monograph of the genus *Modiola*//Conchologica Iconica; or Illustrations of the Shells of Molluscos Animals. London, 1858.
- [49] 张涛, 张振, 徐勤增, 王海艳, 马培振. 海南岛潮间带物种资源调查与研究. 北京: 科学出版社, 2017.
- [50] 张涛, 刘会莲, 徐勤增, 王海艳. 北部湾(广东-广西)潮间带物种资源调查与研究. 北京: 科学出版社, 2017.
- [51] Kauano R V, Roper J J, Rocha R M. Small boats as vectors of marine invasion: experimental test of velocity and desiccation as limits. Marine

- Biology, 2017, 164(1): 27.
- [52] Farrapeira C M R, Ferreira G F dA, Tenório D dO. Intra-regional transportation of a tugboat fouling community between the ports of Recife and Natal, Northeast Brazil. *Brazilian Journal of Oceanography*, 2010, 58(S3): 1-14.
- [53] Carlton J T, Geller J B. Ecological roulette: the global transport of nonindigenous marine organisms. *Science*, 1993, 261(5117): 78-82.
- [54] Palumbi S R. Genetic divergence, reproductive isolation, and marine speciation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1994, 25: 547-572.
- [55] Sponaugle S, Cowen R K, Shanks A, Morgan S G, Leis J M, Pineda J, Boehlert G W, Kingsford M J, Lindeman K C, Grimes C, Munro J L. Predicting self-recruitment in marine populations: biophysical correlates and mechanisms. *Bulletin of Marine Science*, 2002, 70(1): 341-375.
- [56] Fuertes V N B, de los Reyes R A, Monteclaro H M. The spread of the non-indigenous mussel species *Mytella strigata* (Hanley, 1843) in the Philippines: ensuing issues and responses of local communities. *Regional Studies in Marine Science*, 2021, 41: 101576.
- [57] Wangkulangkul K, Hayeewachi L, Rodcharoen E. Changes in benthic macro-invertebrate assemblages in an estuary in southern Thailand after invasion by non-native bivalves *Mytilopsis sallei* and *Mytella strigata*. *Plankton & Benthos Research*, 2022, 17(2): 137-146.
- [58] Biju Kumar A, Ravinesh R, Oliver P G, Tan S K, Sadasivan K. Rapid bioinvasion of alien mussel *Mytella strigata* (Hanley, 1843) (Bivalvia: Mytilidae) along Kerala coast, India: will this impact the livelihood of fishers in Ashtamudi lake? *Journal of Aquatic Biology & Fisheries*, 2019, 7: 31-45.
- [59] Galimany E, Lunt J, Domingos A, Paul V J. Feeding behavior of the native mussel *Ischadium recurvum* and the invasive mussels *Mytella charruana* and *Perna viridis* in FL, USA, across a salinity gradient. *Estuaries and Coasts*, 2018, 41(8): 2378-2388.
- [60] Yuan W S, Hoffman E A, Walters L J. Effects of nonnative invertebrates on two life stages of the native eastern oyster *Crassostrea virginica*. *Biological Invasions*, 2016, 18(3): 689-701.
- [61] Lim C S, Tan L J X, Neo M L, Teo S L M, Beng S S L, Nadarajan S, Tun K. A preliminary investigation of epibiotic macrofauna on the mangrove horseshoe crab *Carcinoscorpius rotundicauda* (Latreille, 1802) in Singapore. *Marine Biology Research*, 2021, 17(5/6): 513-522.
- [62] Colautti R I, MacIsaac H J. A neutral terminology to define 'invasive' species. *Diversity and Distributions*, 2004, 10(2): 135-141.