

克氏原螯虾的入侵生态学研究进展^{*}

蔡凤金¹ 武正军^{1*} 何南¹ 宁蕾¹ 黄乘明^{1,2}

(¹广西师范大学珍稀濒危动植物生态与环境保护省部共建教育部重点实验室, 广西环境工程与保护评价重点实验室, 桂林 541004 ²中国科学院动物研究所, 北京 100080)

摘要 克氏原螯虾 (*Procambarus clarkii*)原产于美国南部和墨西哥北部, 是一个著名入侵物种, 作为一种水产经济资源物种在世界各地扩散。克氏原螯虾抗逆性强, 所具有的广泛生境适应性、生长迅速、高生殖率等特点使它们迅速建立野生种群。近 10 余年的研究认为, 克氏原螯虾通过捕食和资源竞争等机制严重威胁引入地的水生植物、无脊椎动物、两栖类等的生存, 显著降低引入地的生物多样性。当前, 由于克氏原螯虾的经济价值高, 它会借助于人力的作用而继续扩散。为认清和减少克氏原螯虾对引入地的生态影响, 应加强以下方面的研究: 1) 在中国开展克氏原螯虾的生态危害的调查和研究; 2) 克氏原螯虾种群调节和控制对策研究; 3) 被入侵地的生态恢复工作。

关键词 克氏原螯虾; 生物入侵; 入侵机制; 生态影响

中图分类号 Q178.1 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2010)1-0124-09

Research progress in invasion ecology of *Procambarus clarkii*. CAI Feng-jin¹, WU Zheng-jun¹, HE Nan¹, NI Lei¹, HUANG Cheng-ming^{1,2} (¹Key Laboratory of Ecology of Rare and Endangered Species and Environmental Protection of Ministry of Education and the Guangxi Key Laboratory of Environmental Engineering Protection and Assessment Guangxi Normal University Guilin 541004 Guangxi China ²Institute of Zoology Chinese Academy of Sciences Beijing 100080 China). Chinese Journal of Ecology 2010 29(1): 124-132

Abstract *Procambarus clarkii* is native to southern USA and northern Mexico and regarded as one of the well-known invasive species. As one of the fishery economic resources, it has spread around the world. Owing to its wide habitat adaptability, rapid growth, and high reproduction rate, *P. clarkii* can establish wild populations rapidly. The studies in recent decade indicated that *P. clarkii* invasion had given great threat on the survival of native aquatic plants, amphibian and aquatic invertebrate, and decreased the local biodiversity via predation and resource competition. Since *P. clarkii* is one kind of important fishery species, it will continue to spread with the help of human. In order to understand and to decrease the ecological impact of *P. clarkii*'s invasion on local habitats, following studies are urgent: 1) ecological damage of *P. clarkii* in China; 2) population regulation and control of *P. clarkii*; and 3) ecological restoration on damaged habitats by *P. clarkii*.

Key words *Procambarus clarkii*; biological invasion; invasion mechanism; ecological impact

生物入侵是指某种生物从原来的分布区域扩展到一个新(通常也是遥远的)地区, 在新的区域里, 其后代可以繁殖、扩散并维持下去 (Mack et al., 2000)。生物入侵已经成为当今一个重要的生态及

经济问题, 20世纪 50年代以来逐步引起人们的关注 (Cohen & Carlton 1998; 陈灵芝, 2001; 徐汝梅, 2003; 徐海根, 2004)。在世界大部分地区, 外来种已成为水生物种和水生生态系统的第一或者第二位重要威胁 (Sala et al., 2000)。许多杂食性无脊椎动物, 如螯虾 (crayfish), 一旦建立种群, 它的引入将会造成生态失衡 (Ghrardi & Holdich 1999)。

克氏原螯虾 (*Procambarus clarkii*)原产美国南部

^{*}广西环境工程与保护评价重点实验室项目(桂科能 07022018)、广西高校人才小高地建设创新团队资助计划、香港嘉道理农场暨植物园公司奖学金项目和广西师范大学博士科研启动资助项目。

^{**}通讯作者 E-mail: wu_zhengjun@yahoo.com.cn

收稿日期: 2009-05-15 接受日期: 2009-08-12

和墨西哥北部, 隶属于甲壳纲十足目螯虾科 (唐鑫生, 2001)。作为一种重要水产资源, 克氏原螯虾已被引进到世界许多地区 (Barbaresi & Gherardi 2000, Hariloglu 2006, Maria & Rebelo 2007)。近 10 余年的研究认为, 克氏原螯虾的入侵会对引入地的水生植物、两栖类、无脊椎动物的生存造成很大的威胁, 并使湿地生态系统生境质量下降, 显著降低引入地的生物多样性 (唐鑫生, 2001; Rodriguez et al., 2005)。

克氏原螯虾于 1929 年由日本引进中国南京附近, 现已分布至十几个省市, 并在河流、池塘、沟渠、水田等水体中建立了野外种群, 在部分地区已成为优势种 (李振宇和解焱, 2002)。目前, 中国有关克氏原螯虾的研究多集中在克氏原螯虾的生物学特性、生态危害方面, 如克氏原螯虾的标准代谢 (温小波等, 2003)、桂林地区克氏原螯虾对泽蛙蝌蚪的捕食 (武正军等, 2008) 等, 但对克氏原螯虾入侵的机制、控制和预防措施等方面的报道较少。本文综合分析了国内外已有的研究, 从生物学特性、入侵机制和对入侵地生物多样性的影响等几个方面对克氏原螯虾入侵生态学研究进展作详细综述, 并指出目前研究的不足和今后研究的重点和方向, 以期对克氏原螯虾的预防控制及合理利用提供理论基础。

1 克氏原螯虾的生物学特性

1.1 形态特征

成体从额剑至尾扇长 70~130 mm, 体色随年龄而不同, 从深黄色到深红色, 幼虾颜色较浅, 成虾颜色较深 (唐鑫生, 2001)。虾体分头胸和腹两部分, 头部有 5 对附肢, 其中 2 对触角较发达, 胸部有 8 对附肢, 后 5 对为步足, 前 3 对步足均有螯。腹部较短, 有 6 对附肢, 前 5 对为游泳肢, 不发达, 末对为尾肢, 与尾节合成尾扇, 尾扇发达 (李振宇和解焱, 2002)。

1.2 生活习性

以螯肢挖洞, 有较强地挖掘洞穴的能力。不善游泳, 多在水底栖息, 喜隐藏在砖石缝隙里、水草下、洞穴中, 昼伏夜出, 不喜强光 (唐鑫生, 2001)。生存水体的 pH 值适宜范围为 7.5~8.5, 溶氧量不低于 2 mg·L⁻¹, 盐度、温度 (5℃~38℃) 范围广 (Gherardi & Holdich 1999)。它的抗病力和抗污力强, 能忍受极端的环境条件 (Barbaresi & Gherardi 2000)。克氏原螯虾生性好斗, 在饲料不足或争栖息洞穴时, 往

往出现恃强凌弱的现象 (谢文星, 2008)。幼体的再生能力强, 其再生行为是一种保护性的适应 (李林春和段鸿斌, 2005)。

1.3 食性

克氏原螯虾为杂食性动物 (Ihéu & Bernardo 1993), 摄食绿色植物、动植物碎屑、水生附着生物、浮游生物、农作物 (Huner 1977), 水生无脊椎动物, 特别是昆虫幼体, 也是螯虾胃容器中的主要组成部分 (Mason 1975, Covich 1977)。克氏原螯虾成年个体趋向于草食性 (Mason 1975), 而未成年个体则是肉食性或杂食性, 但是一些成年个体同样表现出肉食性, 甚至同类相残 (Ihéu & Bernardo 1993, Motmot 1995)。Hofkin 和 Bam (1991) 实验证实克氏原螯虾捕食蜗牛的卵, 且在野外克氏原螯虾与蜗牛数量呈显著负相关, 而其在 1992 年的实验表明克氏原螯虾是蜗牛的积极捕食者。在肯尼亚, 克氏原螯虾还捕食人类血吸虫病的中间宿主菲氏双脐螺 (*Biomphalaria pfeifferi*) 和 *B. glabrata* (Hofkin et al., 1992)。Ihéu 等 (1993) 研究还发现, 在葡萄牙当植物不足时, 克氏原螯虾成年个体捕食无脊椎动物, 且动物占其食物总量的 85%。

1.4 繁殖特性

在克氏原螯虾原产地美国南部的路易斯安那州, 其交配时间是 5—6 月 (Avault 1970)。Penn (1943) 指出其产卵时间是 8—10 月, 但 Huner 等 (1974) 研究认为产卵时间仅发生在 8—9 月中旬, 孵化时间是 9—11 月, 高峰期在 10 月。在位于热带地区的肯尼亚的 Naivasha 湖中, 全年均有交配产卵和孵化 (Oluoch 1990)。交配时雄虾将精子排入雌虾的纳精囊内, 并保存至雌虾产卵前。受精卵在雌虾腹部孵化为稚虾, 孵化时间需 40~70 d 适宜孵化温度 22℃~28℃, 受精卵发育速度与水温高低有关, 温度高则孵化时间短 (李林春和段鸿斌, 2005)。

2 克氏原螯虾的入侵机制

Williamson 和 Fitter (1996) 的研究表明, 到达某一地区的外来入侵种仅有约 10% 的物种可以发展成为偶见种群, 偶见种群又有约 10% 能发展成为定居种群, 而定居种群最终能成为有害生物, 即外来入侵种的概率也只有 10%。外来物种入侵成功的几率很小, 为什么克氏原螯虾能够成功入侵? 它入侵的机制如何? Mack (2003) 认为, 成功入侵的生物往往具有几个显著的特征: 生命周期短、生长快、成熟

早、繁殖力高、生态幅宽、适性广、可塑性大、食性广等。克氏原螯虾是 r 对策的物种 (Paglianti & Gherardi 2004), 生长迅速、成熟早、多产等一系列生物学特性和生态对策是其得以成功入侵的重要因素 (Barbaresi & Gherardi 2000, Gherardi & Barbaresi 2006)。

2.1 生态可塑性大

Hobbs (1989) 和 Huner (1991) 认为克氏原螯虾能成功入侵主要是由于它的生态可塑性大, 这使得它能在多样化的环境中稳定生存。克氏原螯虾的生态可塑性表现在其摄食习性上, 它们是机会主义者, 由于其杂食性 (Momot 1995, Gutiérrez-Yurria et al., 1998) 克氏原螯虾可从各种食物中摄取丰富的营养, 从而加速个体增长。Smart 等 (2002) 研究表明, 克氏原螯虾在不同时期通过改变自己的食谱, 以达到最优摄食策略。在克氏原螯虾种群中, 如果密度过高, 它将会快速减少高质量的食物, 特别是减少捕食具活动性的无脊椎动物 (Hoblich 2002)。除此之外, 克氏原螯虾的掘洞习性有助于其抵抗极端环境, 如: 脱水 (Scalici & Gherardi 2007)。克氏原螯虾抗病力强 (Gherardi & Hoblich 1999), 对一系列的危险信号反应灵敏 (Gherardi et al., 2000) 且其积极扩散的能力增加了其占领栖息地的范围 (Hazlett 2000, Gherardi et al., 2002)。

2.2 繁殖力高

Barbaresi (2000) 指出外来入侵种的某些生物学特性使其在一些环境中获得对土著种的竞争优势。克氏原螯虾采取 r 型繁殖策略, 是生长迅速的物种 (Geiger et al., 2005)。Suko (1956) 指出在 22°C 的温度下, 克氏原螯虾胚胎发育仅需 $14\sim 21\text{ d}$ 而实验研究表明, 9 月产出的黏附在克氏原螯虾母体上的受精卵在自然条件下的孵化时间为 $17\sim 20\text{ d}$ 这与丛宁等 (1998) 报道的克氏原螯虾在 22°C 孵化的时间为 17 d 的结果基本一致。刚孵化的稚虾仔附于亲虾约 8 周, 以度过易受攻击的时期 (Geiger et al., 2005)。在温度适宜、饵料充足的情况下, 稚虾 $3\sim 5$ 个月即发育成熟 (Huner & Lindqvist 1995)。

入侵种的繁殖特性对其在新栖息地种群的建立有很大作用 (徐承远等, 2001), 通常成功的外来种有很强的繁殖能力, 能迅速产生大量的后代 (Smith & Walters 1999)。克氏原螯虾抱卵数量变幅为 $500\sim 2000$ 粒, 卵经孵化后发育成幼虾, 1 尾亲虾最终抱仔约 $50\sim 200$ 只 (李林春和段鸿斌, 2005)。在温暖

地区, 雌性克氏原螯虾在一年内可繁殖很多窝的卵 (Huner & Lindqvist 1995, Geiger et al., 2005)。Gutiérrez-Yurria (1999) 认为, 在一些汛期超过 6 个月的地方, 克氏原螯虾可有 2 次产卵期, 春季时间越长, 产卵数量越多。虽然克氏原螯虾既不是无性生殖, 也不是孤雌生殖, 但是 Scholtz 等 (2002) 发现, 在德国其繁殖方式相当接近孤雌生殖。雌性与雄性克氏原螯虾高繁殖投入增加了其繁殖成功的几率 (Gherardi 2002)。

2.3 生境适应性广

一般认为, 成功的外来种往往对各种环境因子的适应幅度较广, 对环境有较强的忍耐力 (Herling & Lubke 2000, 徐承远等, 2001)。宽生态幅的物种能有效利用各种资源, 从而达到较高的密度, 建立野外种群 (Gaston & Spicer 2001)。Correia (2002) 研究表明, 克氏原螯虾可利用的生态位宽, 食物多样化, 使其能在引入地成功的建立种群。克氏原螯虾对新栖息地的水文和温度条件具有很高的适应能力 (Gutiérrez-Yurria & Montes 1999), 在大部分水体中, 如小水体、短期性积水沟、人类干扰的水体, 克氏原螯虾均能繁殖 (Wizen 2008), 且能很好地适应其生活区域里水位的强烈季节性波动 (Barbaresi & Gherardi 2000)。克氏原螯虾抗逆力强 (唐鑫生, 2001), 能忍受极端环境, 可在受污染的水体 (Barbaresi & Gherardi 2000)、溶氧浓度低、盐度和酸度高的环境中生存 (Claire & Wroiten 1978, Huner & Barr 1991)。由于其对不利条件的耐受性强, 它甚至能穿过陆地而扩散 (Aquibni et al., 2005, Cruz & Rebelo 2007), 因此能越过地理屏障, 在隔离的水体中建立种群 (Maria & Rebelo 2007)。

3 克氏原螯虾对生态环境的影响

3.1 破坏引入地水生环境

克氏原螯虾在河流和湖泊中是重要的消费者, 常常支配着湖泊和河流中无脊椎动物的生物量, 它们可以在引进后快速达到很高的密度, 改变食物网, 使得可利用资源快速地消减 (Nystrom et al., 2001)。克氏原螯虾引进葡萄牙之后, 通过摄食所有可以利用的食物资源而对水生群落造成极大的影响。克氏原螯虾的引入严重破坏了大型水生植物, 常常使得这些湖泊从清澈状态到浑浊的、浮游植物占优势的富营养化湖泊, 食物网的结构和营养等级都发生深刻的变化 (Gamradt & Kats 1996, Kats & Ferrer

2003)。

3.2 导致引入地生物多样性的丧失

近 10 多年的研究认为, 克氏原螯虾通过食物竞争和捕食等对引入地土著种的生物多样性产生影响 (Hobbs & Whiteman 1991), 在引入地克氏原螯虾可使湿地生态系统的生境质量下降, 直接或间接影响其中的动植物群落, 并导致物种多样性下降 (Rodríguez et al., 2005)。1974 年引进后, 克氏原螯虾已经成为西班牙的一个普生种, 直接减少湖泊中大型水生植物的生物量, 从而间接减少了其他物种的食物资源的可得性和避难所, 影响它们的繁殖成功 (Angeler et al., 2001)。

3.2.1 与本地种竞争资源 成功入侵的外来种在新栖息地, 其竞争能力常常强于处于相似生态位的土著种, 因此外来种可以通过排挤土著种而获得成功 (徐承远, 2001)。一些外来种获取食物与资源的能力强于土著种, 在与其竞争中处于优势 (Petren et al., 1993; Holway 1999)。克氏原螯虾通过与本地螯虾竞争食物、栖息地等资源 (尤其是栖息地资源) 并常常处于优胜地位, 严重威胁土著螯虾的生存 (Hobbs & Whiteman 1991)。Gil-Sánchez 和 Alba-Tercedor (2002) 的研究表明, 克氏原螯虾比一些土著螯虾更容易适应环境, 克氏原螯虾在入侵意大利土著螯虾——苏格兰白圆钳螯虾 (*Austroptamobius pallipes*) 的生存地区时, 克氏原螯虾在各种生物学特性方面都表现出比土著螯虾更大的灵活性和适应性, 由此其与土著螯虾的竞争中往往获胜。

据 Gil-Sánchez 和 Alba-Tercedor (2002) 报道, 20 世纪 80 年代, 由于克氏原螯虾的入侵和扩散, 西班牙山脉东南部的土著种苏格兰白圆钳螯虾丧失 90% 可利用的河流栖息地。在葡萄牙, 由于克氏原螯虾的存在, 土著种苏格兰白圆钳螯虾栖息地重建实验的成功率仅 8.4% (Correia et al., 1996)。Gil-Sánchez 和 Alba-Tercedor (2006) 通过苏格兰白圆钳螯虾栖息地隔离和生存重建实验发现, 无克氏原螯虾存在时, 苏格兰白圆钳螯虾丧失的栖息地有可能得到恢复。

3.2.2 直接取食本地种 入侵种的捕食通常对土著种具有直接影响, 不仅可导致土著种的种群数量下降, 甚至可引起土著种的灭绝。克氏原螯虾对入侵地的水生植物、水生节肢动物、腹足动物以及两栖类等具有较强的捕食压力。一些学者通过胃含物分析发现, 克氏原螯虾胃内含有大量的植物残物和碎

屑, 因此认为其为草食性动物和食腐殖质者 (Huryn & Wallace 1987)。Smart (2002) 报道, 1970 年, Navasha 湖引进克氏原螯虾, 此后 1982 年和 1996 年间两度造成了湖内浮水植物和沉水植物的消失, 而克氏原螯虾数量下降的同时沉水植物得到一定的恢复。在地中海湿地、欧洲南部, 无论是淡水湿地还是盐水湿地, 克氏原螯虾都导致某些大型植物消失 (Montes et al., 1993)。在西班牙, 随着克氏原螯虾的引入, 生态系统中沉水植物的组成发生改变 (Rodríguez et al., 2005)。西班牙的 Chozas 湖于 1995—1996 年引进克氏原螯虾后, 它的种群数量迅速增大, 到 1998 年就造成湖泊中水生植物的覆盖面积从 97% 急剧下降到 10% 以下 (Rodríguez et al., 2005)。

Whiteledge 和 Rabeni (1997) 持不同的观点, 他们通过正确的胃含物分析指出, 动物性食物是克氏原螯虾的重要能量来源。在食物选择实验中, 克氏原螯虾偏好动物性食物更甚于植物 (Théu & Bernardo 1993)。克氏原螯虾主要捕食水生无脊椎动物, 尤其偏好节肢动物和腹足动物 (Mamot 1995), 由此对更低级的食物层次产生一系列的影响 (Geiger et al., 2005)。Gutiérrez-Yurrita 等 (1998) 指出, 尽管植物性食物和碎屑在克氏原螯虾食物中出现率高, 但是在其胃内都能发现小型节肢动物 (桡脚类的动物、介形亚纲动物)、昆虫幼体、食蚊鱼类 (*Gambusia holbrooki*)。大个体的成年克氏原螯虾捕食鱼类, 而节肢动物则是小个体克氏原螯虾重要的食物资源 (Geiger et al., 2005)。综上所述, 克氏原螯虾一旦在引入地建立种群, 有可能导致某些水生无脊椎动物消失 (Geiger et al., 2005)。在西班牙西南部的 Doñana 国家公园, 克氏原螯虾的引入导致两种腹足动物——椎实螺 (*Lymnaea peregra*) 和静水椎实螺 (*L. stagnalis*) 消失 (Montes et al., 1993)。

克氏原螯虾捕食水体中的大型无脊椎动物, 使其种群数量下降, 导致两栖类的食物减少 (Rodríguez 2005), 这也是两栖类数量下降的原因之一 (武正军等, 2008)。克氏原螯虾是两栖类卵和幼体的潜在捕食者, 因此其对两栖类的影响尤为严重 (Semlitsch et al., 1988)。大量的研究表明, 克氏原螯虾对两栖类的生存产生严重影响。克氏原螯虾的引入导致西班牙西北部 Chozas 湖中 83% 的两栖类物种消失 (Rodríguez et al., 2005), 伊比利亚半岛西南部两栖类物种丰富度也呈下降趋势 (Cruz & Re-

Rebelo 2005)。在美国加利福尼亚州南部 Santa Monica 山区 10 条溪流的调查显示, 克氏原螯虾捕食肥渍螭 (*Taricha torosa*) 卵和幼体, 导致该地区肥渍螭种群数量下降 (Gamradt & Kats 1996, Kats & Ferrer 2003)。克氏原螯虾的引入也可能影响两栖类的野外生存。Huner (1977) 认为, 克氏原螯虾被引入一个新的生态环境之后, 种群数量迅速增长, 并且可以改变自己的食性, 使该地区的一切可利用的资源急剧减少。即使水体中的克氏原螯虾密度较低 (低于 $1 \text{只} \cdot \text{m}^{-2}$), 也能完全破坏水体中的水生植物, 使两栖类的产卵场受到破坏, 导致两栖类数量下降 (Rodriguez et al., 2005)。

克氏原螯虾直接捕食两栖类的卵和幼体, 使其死亡率增加 (武正军等, 2008)。在美国加州南部山区, 克氏原螯虾捕食肥渍螭 (*Taricha torosa*) 卵和幼体, 导致该地区肥渍螭种群数量下降 (Gamradt & Kats 1996)。Cruz 和 Rebelo (2005) 对伊比利亚半岛调查研究表明, 克氏原螯虾存在时, 除了蟾蜍 (*Bufo ailaonus*) 外, 其他 12 种两栖类, 包括西班牙产婆蟾 (*Alytes cisternasii*)、利比亚被绘青蛙 (*Discoglossus galganoi*)、强刃锄足蟾 (*Pelobates cultripes*)、伊比利亚合跗蟾 (*P. ibericus*)、黄条背蟾蜍 (*Bufo calamita*)、无斑雨蛙 (*Hyla arborea*)、地中海雨蛙 (*H. meridionalis*)、伊比利亚池蛙 (*Rana perezi*)、Pturolleswalil *Salamandra salamandra* 博斯欧螭 (*Triturus boscai*)、斑纹蝶螭 (*T. mamoratus*) 的胚胎数量均有所减少, 且克氏原螯虾捕食以上 13 种两栖类的幼体。蟾蜍胚胎数量没有减少, 可能是由于其具有毒性 (Wilbur 1997; Nyström & Abjörnsson 2000), 使其免受克氏原螯虾的捕食 (Cruz & Rebelo 2005)。

克氏原螯虾的捕食作用是某些入侵地土著蝌蚪数量下降的原因。野外调查结果表明, 克氏原螯虾的密度与泽蛙 (*R. limncharis*) 蝌蚪的密度呈显著负相关, 室内捕食实验结果表明, 克氏原螯虾的捕食强度与克氏原螯虾体长呈显著相关, 且对泽蛙蝌蚪的捕食强度高于饰纹姬蛙蝌蚪 (武正军等, 2008)。尽管两栖类有各种各样的反捕食机制, 但是仅仅在捕食者出现时, 它们才会被采取反捕食行为 (Laurila 2000)。这些反捕食机制是在长时间的进化形成中形成的, 对新近入侵的捕食者可能是无效的 (Relyea 2001)。戴强等 (2004) 的研究表明, 仙姑弹琴蛙 (*R. daunchina*) 蝌蚪并未建立起对陌生捕食者克氏原螯虾本身的识别能力, 而是仅仅表现了无

针对性的反捕食行为反应。在克氏原螯虾入侵初期至仙姑弹琴蛙蝌蚪建立起可遗传的行为适应之前, 低海拔地区的仙姑弹琴蛙蝌蚪则可能会由于无法识别新的捕食者而表现出过度的反捕食行为反应, 承受更大的亚致死作用, 对种群生存造成不利影响 (戴强, 2004)。

3.2.3 传播疾病 克氏原螯虾可携带一些其自身不受感染的病原微生物, 在其入侵新的水生系统时使本地水生动物受到感染。丁正峰 (2008) 研究发现, 克氏原螯虾是南美白对虾 (*Penaeus vannamei*) 白斑综合症病毒的携带和传播者, 其所携带的病毒将会对淡水甲壳纲动物的生态体系构成潜在威胁。Díez-Urbeondo 等 (1994) 报道, 克氏原螯虾是真菌 (例如: *Saprolegnia parasitica* *Aphanomyces astaci*) 的传播媒介, 虽然克氏原螯虾是丝囊霉属 (*Aphanomyces*) 的带菌者, 但由于其自身抗病性强, 并不受感染 (Holdich 2002)。克氏原螯虾作为病原菌和寄生蠕虫的中间宿主, 其引入和扩散可能会给本地水生生物带来新的疾病 (Gil-Sánchez & Alba-Tercedor 2002; Sánchez & Angeler 2006)。

4 克氏原螯虾种群的控制

4.1 物理控制

控制克氏原螯虾的物理方法包括使用陷阱、长袋网、捕鱼网、电虾。控制克氏原螯虾比较安全的方法是集中诱捕, 但是需和其他物理、化学或生物方法等综合使用才可能根除克氏原螯虾种群 (Wizen 2008), 在运用这些控制方法时, 应正确评估其对水生生态环境的影响。

4.2 化学控制

控制克氏原螯虾的化学方法包括使用杀虫剂、生化信息素。在实验室和大规模的野外实验中, 含有有机磷酸酯的杀虫剂能有效控制克氏原螯虾 (Chang & Lange 1967)。水体中克氏原螯虾种群较小, 应用少量的杀虫剂可控制其增长 (Wizen 2008)。由 Hoescht 公司生产的一种新型非离子表面活性剂 GenapolOXD080 曾用于科研项目“稻田中克氏原螯虾的综合管理——绿色工艺和生态技术的应用” (Jiménez et al., 2003), 能降低克氏原螯虾代谢率 (Anastacio et al., 1995)。虽然使用杀虫剂可控制克氏原螯虾数量, 但是同样会导致其他物种数量下降, 且杀虫剂的毒性积累可能会通过食物链中生物放大作用, 严重影响生态环境。

4.3 生物控制

外来种在其原产地有许多防止其种群恶性膨胀的限制因子, 其中捕食和寄生性天敌的作用十分关键, 它们能将其种群密度控制在一定数量之下 (丁建清和解焱, 1996)。因此, 控制克氏原螯虾可由原产地引进天敌到克氏原螯虾危害地区释放, 限制克氏原螯虾的种群增殖以求建立新的平衡。克氏原螯虾的天敌尚不知 (Wizen 2008), 6种鸟 (鸥嘴噪鸥 *Gelochelidon nilotica* 夜鹭 *Nycticorax nycticorax* 白鹭 *Egretta garzetta* 苍鹭 *Ardea cinerea* 紫鹭 *A. purpurea* 东方白鹤 *Ciconia ciconia*) 和 4种哺乳动物 (水獭 *Lutra lutra* 獾 *Hepstes ichneumon* 赤狐 *Vulpes vulpes* 香猫 *Genette genette*) 的食谱中通常都有克氏原螯虾, 以上 4种哺乳动物在食物选择实验中, 均不选择克氏原螯虾作为食物, 可见其对克氏原螯虾的取食属于机会主义者 (Geiger et al., 2005)。在夏季, 当克氏原螯虾密度较高时, 其在东方白鹤、夜鹭或小白鹭食物中的比例高达 80% (Geiger et al., 2005) 但鸟类和哺乳类对克氏原螯虾的捕食仅限于成年个体中尺寸大于最小尺寸与平均尺寸之间的个体 (总长为 7~9 cm), 对克氏原螯虾这种尺寸范围的捕食减少了克氏原螯虾的种间竞争, 使较大的个体得以生存下来, 从而增加其繁殖力 (Correia 2001) 鸟类和哺乳类捕食作用对克氏原螯虾种群没有负面影响, 反而有助于其种群恢复 (Geiger et al., 2005)。因此, 在运用天敌控制克氏原螯虾时, 不仅要考虑天敌的引入所带来的一系列问题, 还要考虑其有效性。

5 展望

克氏原螯虾肉味鲜美、营养丰富, 在世界各地作为一种水产经济资源得到广泛推广。由于其适应能力强, 可利用栖息地广, 在野外能迅速建立种群。近十几年来, 克氏原螯虾的入侵已引起人们的高度重视, 但目前克氏原螯虾的入侵生态学尚有许多有待解决的问题。

目前认为克氏原螯虾是具有高度入侵风险的外来物种, 但在中国, 对克氏原螯虾入侵造成生态危害的报道很少, 仅见在室内条件下研究仙姑弹琴蛙蝌蚪对克氏原螯虾的反捕食反应 (戴强等, 2004)、桂林地区克氏原螯虾对泽蛙蝌蚪的捕食 (武正军等, 2008) 及其对水利工程安全影响 (董方勇等, 2008), 今后有必要加强这方面的研究力度。国际上, 对克

氏原螯虾入侵的研究多集中在其生态适应性、入侵机制、生态危害等方面, 而有关克氏原螯虾种群调节和控制的研究还比较少。在西班牙中部一条受污染的河流中, 野兔病的爆发与克氏原螯虾作为野兔热弗朗西丝菌 (*Francisella tularensis*) 的传播者有关 (Anda et al., 2001) 克氏原螯虾是否会向人类传播疾病? 克氏原螯虾在入侵地是否有天敌? 如何开展被入侵地的恢复工作? 这些方面的问题都有待解决。

克氏原螯虾的引入在很大程度上是人为因素造成的。因其客观的经济价值, 在今后很长一段时间内, 克氏原螯虾仍会借助人力的作用继续扩散。在几十年的入侵史中, 克氏原螯虾通过竞争、捕食等入侵机制改变了引入地生态系统的结构和功能。一方面它作为一种水产资源, 给引入地带来了可观的经济收入; 另一方面它严重破坏了稻田的灌溉设施, 同时降低了引入地的生物多样性。由此, 其入侵风险是巨大的。为认清和减少克氏原螯虾对引入地的生态影响, 应加强以下方面的研究: 1) 在中国开展克氏原螯虾的生态危害的调查和研究。目前我们首先应掌握克氏原螯虾在中国的分布、种群密度和扩散情况, 然后调查其对分布区内水生生物的影响。同时, 有必要研究克氏原螯虾在传播疾病方面的相关情况。2) 克氏原螯虾种群调节和控制对策研究。可通过天敌控制克氏原螯虾种群。首先可在入侵地寻找天敌, 重点可在捕食性鱼类、大中型两栖类或主要以水生动物为食的鸟类和兽类中寻找天敌。其次可引入外来天敌, 由于外来物种引入可能会造成严重后果, 在引入外来天敌进行生物防治时, 进行必要的环境安全性评估是非常重要的。另外, 通过研究克氏原螯虾入侵途径和过程中的影响因素, 来寻找控制克氏原螯虾种群的方法。3) 被入侵地的生态恢复工作。在克氏原螯虾入侵地, 可通过人为干扰, 诱捕克氏原螯虾以减少其数量, 引进本地动植物进行生态恢复工作, 并进行生态恢复过程中群落动态研究, 为以后的恢复工作提供理论和实践基础。认清克氏原螯虾潜在的生态危害是必要的, 需对它的入侵生态学开展深入的研究, 为克氏原螯虾的预防、控制及合理利用提供理论基础。

参考文献

- 陈灵芝, 马克平. 2001 生物多样性科学: 原理与实践. 上海: 上海科学技术出版社.

- 丛宁, 减素娟, 姜增华, 等. 1998 红螯螯虾生物学特性的观察及与克氏螯虾的比较. 河北渔业, (2): 3-6
- 戴强, 戴建洪, 李成, 等. 2004 仙姑弹琴蛙蝌蚪对陌生捕食者克氏原螯虾的反捕食反应. 生物多样性, 12(4): 481-487.
- 丁建清, 解焱. 1996 保护中国的生物多样性(二). 北京: 中国环境科学出版社.
- 丁正峰, 薛晖, 夏爱军, 等. 2008 白斑综合症病毒在养殖克氏原螯虾中感染流行研究. 南京农业大学学报, 31(4): 129-133
- 董方勇, 谢文星, 谢山, 等. 2008 克氏原螯虾洞穴的生态特征及其对水利工程安全影响的初步研究. 水生生物学报, 32(6): 952-954
- 李林春, 段鸿斌. 2005 克氏原螯虾(龙虾)生物学特性研究. 安徽农业科学, 33(6): 1058-1059
- 李振宇, 解焱. 2002 中国外来入侵种. 北京: 中国林业出版社.
- 唐鑫生. 2001 克氏原螯虾. 生物学通报, 35(9): 19-20
- 温小波, 库天梅, 罗静波. 2003 克氏原螯虾的生理生态学 I 标准代谢. 湖北农学院学报, 23(1): 41-44
- 武正军, 蔡凤金, 鲁建鑫, 等. 2008 桂林地区克氏原螯虾对泽蛙蝌蚪的捕食. 生物多样性, 16(2): 150-155
- 谢文星, 董方勇, 谢山, 等. 2008 克氏原螯虾的食性、繁殖和栖息习性研究. 水利渔业, 28(4): 63-65
- 徐承远, 张文驹, 卢宝荣, 等. 2001 生物入侵机制研究进展. 生物多样性, 9(4): 430-438
- 徐海根, 强胜, 韩正敏, 等. 2004 中国外来入侵种的分布与传入路径分析. 生物多样性, 12(6): 626-638
- 徐汝梅, 叶万辉. 2003 生物入侵: 理论与实践. 北京: 科学出版社.
- Anastácio PM, Nielsen SN, Marques JC, et al. 1995 Integrated production of crayfish and rice: A management model. Ecological Engineering 4: 199-210
- Anda R, Segura del PJ, Díaz García M, et al. 2001. Waterborne outbreak of tularemia associated with crayfish fishing. Emerging Infectious Diseases 7: 575-582
- Angeler DG, Sánchez-Carrillo S, García G, et al. 2001 The influence of *Procambarus clarkii* (Decapoda) on water quality and sediment characteristics in a Spanish floodplain wetland. Hydrobiologia 464: 89-98
- Aquiloni L, Théron M, Gherardi F. 2005 Habitat use and dispersal of the invasive crayfish *Procambarus clarkii* in ephemeral water bodies of Portugal. Marine and Freshwater Behaviour and Physiology 38: 225-236
- Avault JW, Bretonne L, Jaspers EJ. 1970 Culture of crawfish Louisiana's crustacean king. American Fish Farmer 1: 8-14
- Baibaresi S, Gherardi F. 2000 The invasion of the alien crayfish *Procambarus clarkii* in Europe with particular reference to Italy. Biological Invasions 2: 259-264
- Chang VG, Lange WH. 1967. Laboratory and field evaluation of selected pesticides for control of the red crayfish in California rice fields. Journal of Economic Entomology 60: 473-477.
- Claire WH, Wootton JW. 1978 First record of the crayfish *Procambarus clarkii* from Idaho USA (Decapoda: Cambaridae). Crustaceana 35: 317-319
- Cohen AN, Carlton JT. 1998 Accelerating invasion rate in a highly invaded estuary. Science 279: 555-558
- Correia AM. 2001. Seasonal and interspecific evaluation of predation by mammals and birds on the introduced red swamp crayfish *Procambarus clarkii* (Crustacea: Cambaridae) in a freshwater marsh (Portugal). London Journal of Zoology 255: 533-541.
- Correia AM. 2002 Niche breadth and trophic diversity: Feeding behaviour of the red swamp crayfish (*Procambarus clarkii*) towards environmental availability of aquatic macroinvertebrates in a rice field (Portugal). Acta Oecologica 23: 421-429
- Correia MP, Bruxelles S, Maia A. 1996 Contribuição para a recuperação das populações de lagostim de pé sbranços (*Austropotamobius pallipes*) na bacia hidrográfica do Sabor Lisboa. Instituto Florestal
- Covich AP. 1977. How do crayfish respond to plants and molluscs as alternate food resources. Freshwater Crayfish 3: 165-179.
- Cruz MJ, Rebelo R. 2005 Vulnerability of Southwest Iberian amphibians to an introduced crayfish *Procambarus clarkii*. Amphibia-Reptilia 26: 293-303
- Cruz MJ, Rebelo R. 2007. Colonization of freshwater habitats by an introduced crayfish *Procambarus clarkii* in Southwest Iberian Peninsula. Hydrobiologia 575: 191-201.
- Díaz-Guerra Uribeondo J, Cerenius L, Söderhäll K. 1994 Saprolegnia parasitica and its virulence on three different species of freshwater crayfish. Aquaculture 120: 219-228
- Elton CS. 1958 The ecology of invasions by animals and plants. Chicago: University of Chicago Press
- Gamradt SC, Kats LB. 1996 Effects of introduced crayfish and mosquitofish on California newts. Conservation Biology 10: 1155-1162
- Gaston KJ, Spicer JI. 2001 The relationship between range size and niche breadth: A test using five species of Gammarus (Amphipoda). Journal of Biogeography 10: 179-188
- Geiger W, Alcorb P, Ballarín S, et al. 2005 Impact of an introduced crustacean on the trophic webs of Mediterranean wetlands. Biological Invasions 7: 49-73
- Gherardi F, Acquistapace P, Hazlett BA, et al. 2002 Behavioural responses to alarm odours indigenous and nonindigenous crayfish species: A case study from Western Australia. Marine & Freshwater Research 53: 93-98
- Gherardi F, Baibaresi S. 2006 Crayfish invading Europe: The case study of *Procambarus clarkii*. Marine and Freshwater Behaviour and Physiology 39(3): 175-191.
- Gherardi F, Holdich DM. 1999 Crayfish in Europe as alien species: How to make the best of a bad situation. Netherlands: A. A. Bakema Publisher
- Gil-Sánchez JM, Alba-Tercedor J. 2002 Ecology of the native and introduced crayfishes *Austropotamobius pallipes* and

- Procambarus clarkii in southern Spain and implications for conservation of the native species. *Biological Conservation* **105**: 75–80.
- Gil-Sánchez JM, Alba-Tercedor J. 2006. The decline of the endangered populations of the native freshwater crayfish (*Austropotamobius pallipes*) in southern Spain. It is possible to avoid extinction. *Hydrobiologia* **599**: 113–122.
- Gutiérrez-Yurrita PJ, Montes C. 1999. Bioenergetics and phenology of reproduction of the introduced red swamp crayfish *Procambarus clarkii* in Doñana National Park (Spain) and implications for management. *Freshwater Biology* **42**: 561–574.
- Gutiérrez-Yurrita PJ, Sando G, Brovo MA, et al. 1998. Diet of the red swamp crayfish *Procambarus clarkii* in natural ecosystems of the Doñana National Park temporary freshwater marsh (Spain). *Journal of Crustacean Biology* **18**: 120–127.
- Harling Lu MM, Harling Lu AG. 2006. Threat of non-native crayfish introductions into Turkey. *Global Lessons: Reviews in Fish Biology and Fisheries* **16**: 171–181.
- Hazlett BA. 2000. Information use by an invading species: Do invaders respond more to alarm odors than native species. *Biological Invasions* **2**: 289–294.
- Hertling UM, Lubke RA. 2000. Assessing the potential for biological invasion—The case of *Amphibia arenaria* in South Africa. *South African Journal of Science* **96**: 520–527.
- Hobbs HH, Jass JP, Huner JV. 1989. A review of global crayfish introductions with particular emphasis on two North American species (Decapoda: Cambaridae). *Crustaceana* **56**: 299–316.
- Hobbs HH, Whiteman M. 1991. Notes on the burrows, behavior and color of the crayfish (*Fallicambarus*) devastator (Decapoda: cambaridae). *Southwestern Naturalist* **36**: 127–135.
- Hofkin BV, Hofinger DM, Koech DK, et al. 1992. Predation of *Bimphalaria* and non-target molluscs by the crayfish *Procambarus clarkii*. Implications for the biological control of schistosomiasis. *Annals of Tropical Medicine and Parasitology* **86**(6): 663–670.
- Holdich DM. 2002. *Biology of Freshwater Crayfish*. Oxford: Blackwell Scientific Press.
- Hofkin BV, Mkoji GM, Koech DK. 1991. Control of schistosome-transmitting snails in Kenya by the North American crayfish *Procambarus clarkii*. *American Journal of Tropical Medicine Hygiene* **45**(3): 339–344.
- Holway DA. 1999. Competitive mechanisms underlying the displacement of native ants by the invasive Argentine ant. *Ecology* **80**: 238–251.
- Huner JV, Avault JW. 1974. Crayfish for bait. *Aquaculture and Fish Farmer* **1**: 12–17.
- Huner JV, Ban JE. 1991. *Red Swamp Crayfish: Biology and Exploitation*. Baton Rouge: Louisiana Sea Grant College Program.
- Huner JV, Lindqvist OV. 1995. Physiological adaptations of freshwater crayfishes that permit successful aquacultural enterprises. *American Zoologist* **35**: 12–19.
- Huner JV. 1977. Introductions of the Louisiana red swamp crayfish (*Procambarus clarkii*) (Girard): An update. *Freshwater Crayfish* **3**: 193–202.
- Hurn AD, Wallace JB. 1987. Production and litter processing by crayfish in an Appalachian mountain stream. *Freshwater Biology* **18**: 277–286.
- Théu M, Bernardo JM. 1993. Experimental evaluation of food preference of red swamp crayfish *Procambarus clarkii*. Vegetal versus animal. *Freshwater Crayfish* **9**: 359–364.
- Jiménez A, Cano E, Osete ME. 2003. Mortality and survival of *Procambarus clarkii* Girard, 1852 upon exposure to different insecticide products. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology* **70**: 131–137.
- Kats LB, Ferrer RP. 2003. Alien predators and amphibian declines: Review of two decades of science and the transition to ions and risk assessment for alien fishes in North America. *Science* **298**: 1233–1236.
- Laurila A. 2000. Behavioural responses to predator chemical cues and local variation in antipredator performance in *Rana temporaria* tadpoles. *Oikos* **88**: 159–168.
- Mack R. 2003. Phylogenetic constraint, absent life forms, and preadapted alien plants: A prescription for biological invasions. *International Journal of Plant Sciences* **164**(3): 185–196.
- Mack RN, Lonsdale WM, Evans H. 2000. Biotic invasions: Causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* **10**: 689–710.
- Maria JC, Rebelo R. 2007. Colonization of freshwater habitats by an introduced crayfish *Procambarus clarkii* in South-west Iberian Peninsula. *Hydrobiologia* **575**: 191–201.
- Mason JC. 1975. Crayfish production in a small woodland stream. *Freshwater Crayfish* **2**: 449–479.
- Momot WT. 1995. Redefining the role of crayfish in aquatic ecosystems. *Reviews in Fisheries Science* **3**: 33–63.
- Montes C, Bravo-Utrera M, Baltanás A, et al. 1993. Bases ecológicas para la gestión del Cangrejo Rojo de las Marismas en el Parque Nacional de Doñana, España. Spain: Ministerio de Agricultura y Pesca Madrid.
- Nystrom P, Abjimonson K. 2000. Effects of fish chemical cues on the interactions between tadpoles and crayfish. *Oikos* **88**: 181–190.
- Nystrom P, Svensson O, Laidner B, et al. 2001. The influence of multiple introduced predators on a littoral pond community. *Ecology* **82**: 1023–1039.
- O'Loch AQ. 1990. Breeding biology of the Louisiana red swamp crayfish *Procambarus clarkii* Girard in Lake Naivasha, Kenya. *Hydrobiologia* **208**: 85–92.
- Paglianti A, Gherardi F. 2004. Combined effects of temperature and diet on growth and survival of young-of-year crayfish: A comparison between indigenous and invasive species. *Journal of Crustacean Biology* **24**(1): 140–148.
- Penn GH. 1943. A study of the life history of the Louisiana red

- swamp crayfish *Cambarus clarkii* Girard. *Ecology* **24**: 1–18.
- Petren K, Bolger DT, Case TJ. 1993. Mechanisms in the competitive success of an invading sexual gecko over an asexual native. *Science* **259**: 354–358.
- Rejcek RA. 2001. The relationship between predation risk and antipredator responses in larval anurans. *Ecology* **82**: 541–554.
- Rodriguez CF, Bécáres E, Fernández-Añez M, et al. 2005. Loss of diversity and degradation of wetlands as a result of introducing exotic crayfish. *Biological Invasions* **7**: 75–85.
- Sala OE, Chapin FS, Armesto JJ, et al. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* **287**: 1770–1774.
- Sánchez AI, Angeler DG. 2006. A conceptual model of exotic crayfish (*Procambarus clarkii*) effects on charophyte propagule banks in wetlands. *Revista Latinoamericana de Recursos Naturales* **2**: 17–23.
- Scalici M, Gherardi F. 2007. Structure and dynamics of an invasive population of the red swamp crayfish (*Procambarus clarkii*) in a Mediterranean wetland. *Hydrobiologia* **583**: 309–319.
- Scholtz G, Kawai T. 2002. Aspects of embryonic and post-embryonic development of the Japanese crayfish *Cambaroides japonicus* (Crustacea: Decapoda) including a hypothesis on the evolution of maternal care in the Astacida. *Acta Zoologica* **83**: 203–212.
- Semlitsch RD. 1988. Allopatric distribution of two salamanders: Effects of fish predation and competitive interactions. *Conservation Biology* **2**: 290–298.
- Smart AC, Harper DM, Malaisse F, et al. 2002. Feeding of the exotic Louisiana red swamp crayfish *Procambarus clarkii* (Crustacea: Decapoda) in an African tropical lake, Lake Naivasha, Kenya. *Hydrobiologia* **488**: 129–142.
- Smith CM, Walters LJ. 1999. Fragmentation as a strategy for caulerpa species: Fates of fragments and implications for management of an invasive weed. *Marine Ecology* **20**: 307–319.
- Suko T. 1956. Studies on the development of the crayfish. IV. The development of winter eggs. *Science Reports of Saitama University* **2**: 213–219.
- Whiteledge GW, Rabeni CF. 1997. Energy sources and ecological role of crayfishes in an Ozark stream: Insights from stable isotopes and gut analysis. *Canadian Journal of Fishery and Aquatic Sciences* **54**: 2555–2563.
- Wilbur HM. 1997. Experimental ecology of food webs: Complex systems in temporary ponds. *Ecology* **78**: 2279–2302.
- Williamson M, Fitter A. 1996. The varying success of invaders. *Advances in invasion ecology*. *Ecology* **77**: 1661–1666.
- Wizn G, Galil BS, Shlagman A, et al. 2008. First record of red swamp crayfish *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) (Crustacea: Decapoda: Cambaridae) in Israel. Too late to eradicate. *Aquatic Invasions* **3**: 181–185.

作者简介 蔡凤金, 女, 1986年生, 硕士研究生。主要从事外来入侵种的生态危害研究。E-mail: magic_cjf@126.com
责任编辑 李凤芹
