

doi: 10.7541/2021.2020.268

外来鱼类雀鳢与本地斑鳢功能反应的比较

徐猛¹ 朱冰涛^{1,2} 杨叶欣¹ 宋红梅^{1,3} 刘超¹ 牟希东¹

(1. 中国水产科学研究院珠江水产研究所, 农业农村部休闲渔业重点实验室, 广东省现代休闲渔业工程技术研究中心, 广州 510380; 2. 上海海洋大学水产与生命学院, 上海 201306; 3. 广东省水产动物免疫技术重点实验室, 广州 510380)

摘要: 为评估外来鱼类雀鳢对本地鱼类资源的捕食效率及与本地肉食鱼类摄食的差异, 研究对眼斑雀鳢(*Lepisosteus oculatus*)捕食鰕(*Cirrhinus molitorella*)、广东鲂(*Megalobrama terminalis*)和草鱼(*Ctenopharyngodon idellus*)的功能反应进行了实验研究, 并与本地生态位相似肉食性鱼类斑鳢(*Channa maculata*)的功能反应进行了比较。研究分析了雀鳢和斑鳢的功能反应类型, 建立了功能反应曲线, 估计了资源消耗率相关的参数, 并结合功能反应模型和食物转化效率模拟了2种鱼类的种群增长趋势。结果表明: 雀鳢与斑鳢的功能反应类型均为Type-II型; 2种捕食者的袭击率($P=0.383$)及食物处理时间($P=0.663$)均无显著性差异, 表明2种捕食者在单位资源消耗率上并无明显差别; 雀鳢的相对生长效率显著高于斑鳢($P<0.05$), 而食物转化效率则无显著差异($P=0.132$); 雀鳢的种群增长快于斑鳢且具有更高的稳定种群密度。研究为系统评估外来鱼类雀鳢的生态影响提供了基础, 采用的量化功能反应的方法可为其他外来鱼类生态影响的评估提供借鉴和参考。

关键词: 外来鱼类; 雀鳢; 斑鳢; 功能反应; 单位资源消耗率; 生态影响

中图分类号: S931.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-3207(2021)05-1138-07



随着全球化进程的深入, 外来物种入侵已成为当前全球性的问题, 对生物多样性、生态系统功能形成了严重威胁, 在世界各地造成了严重的经济损失^[1-3]。中国是受生物入侵影响最严重的国家之一, 截至2018年底, 入侵我国的外来物种有近800种, 已确认入侵农林生态系统的有638种, 全国31个省(区/市)均有外来物种入侵^[4], 每年造成直接经济损失逾2000亿元^[5]。初步统计表明, 至2007年我国引入外来鱼类84种^[6], 由于养殖逃逸和人为放生等原因, 这些外来物种已扩散到我国的大部分自然水域, 在部分水域甚至已成为优势种^[6-8]。量化评估这些水生外来物种的生态影响是开展针对性防控措施、制定相应管理政策的前提和基础, 已成为当前入侵生态研究的热点问题之一。

雀鳢是雀鳢目(*Lepisosteiformes*), 雀鳢科(*Lepisosteidae*)的雀鳢属(*Lepisosteus*)鱼类的统称, 原产

于北美洲及中美洲的淡水河流湖泊, 目前我国引入比较常见的是眼斑雀鳢(*Lepisosteus oculatus*)和鳄雀鳢(*Atractosteus spatula*)。二者均是凶猛的肉食性鱼类, 环境适应性强, 在中国大部分地区的观赏鱼市场和养殖场皆有繁殖和养殖^[9]。广东和福建等地区均有雀鳢进入自然水域的相关报道^[10-12]。2019年在广州白云湖出现的鳄雀鳢引起了极大社会关注。雀鳢在自然水域中缺乏天敌, 一旦形成较大种群, 可能会对当地鱼类和水生生态系统造成严重危害。基于此, 量化评估雀鳢对土著鱼类的捕食情况, 评估其潜在生态影响, 具有重要的理论和现实意义。

功能反应(Functional responses)由Holling^[13]于1959年提出, 反映的是单位时间内捕食者捕食的猎物数量随猎物密度的变化, 通常有3种功能反应类型, 其被广泛应用于捕食者-被捕食者相互作用的

收稿日期: 2020-12-11; 修订日期: 2021-04-13

基金项目: 国家重点研发计划(2018YFD0900705); 广东省基础与应用基础研究基金(2020A1515011359); 国家淡水水产种质资源库(NFGR-2020); 广东省科技计划(2019B030316029) 资助 [Supported by the National Key Research and Development Program of China (2018YFD0900705); Guangdong Basic and Applied Basic Research Foundation (2020A1515011359); National Freshwater Genetic Resource Center (NFGR-2020); Science and Technology Planning Project of Guangdong Province, China (2019B030316029)]

作者简介: 徐猛(1984—), 男, 博士; 主要从事入侵生态学研究。E-mail: xm0557@126.com

通信作者: 牟希东(1981—), 男, 博士; 主要从事鱼类种质资源等方面的研究。E-mail: muxd@prfri.ac.cn

研究^[13–15]。近年,该方法被引入入侵生态学的研究中,通过揭示这些物种的单位资源消耗率,并与生态位相似的本地物种开展比较,为理解和评估外来物种的生态影响提供了新的思路^[16–18]。例如,Alexander等^[17]对入侵鱼类大口黑鲈(*Micropterus salmoides*)的功能反应进行了研究,揭示了其功能反应类型为Type-II型,功能反应强度(袭击率及最大取食率)高于本地种。Dick等^[16]系统阐述了比较功能反应方法在预测外来物种生态影响中的应用,为后续相关研究奠定了理论基础。

本研究在室内人工控制条件下,通过设置饵料鱼苗的密度梯度开展功能反应实验,量化了眼斑雀鳢的单位资源利用效率,比较了其与生态位相似的本地鱼类斑鳢(*Channa maculata*)资源消耗率的差异。通过结合功能反应模型和食物转化效率构建了种群增长模型,模拟并比较了雀鳢和斑鳢的种群增长趋势。研究结果能够为雀鳢生态风险的评估提供数据支撑,所采用的实验设计、参数估计及模型模拟方法能够为其他外来水生生物的影响评估提供参考和借鉴。

1 材料与方法

1.1 实验材料

本实验于2019年9—11月在珠江水产研究所外来水生生物风险评估中心开展(N 23°04' 12", E 113° 13' 06")。实验对象眼斑雀鳢和斑鳢分别来自广州花地湾养殖基地和佛山百容水产良种公司养殖基地;饵料鱼苗鳊(*Cirrhinus molitorella*)、广东鲂(*Megalobrama terminalis*)和草鱼(*Ctenopharyngodon idellus*)来自广州市花都区人工养殖基地。雀鳢的平均体重为(579.3±23.6) g,斑鳢的平均体重为(445.1±32.4) g,鳊鱼苗平均体重为(1.14±0.11) g,广东鲂鱼苗平均体重为(0.69±0.10) g,草鱼苗平均体重(1.07±0.07) g。实验采用250 L(100 cm×50 cm×50 cm)玻璃缸,养殖用水为曝气3d的自来水,日常喂食人工配合饲料。实验开始之前雀鳢和斑鳢均单条暂养于玻璃缸中,待其养至稳定无死亡后开始进行功能反应实验。

1.2 功能反应实验

本实验采用常用的功能反应实验方法^[19]。在实验开始之前,对雀鳢和斑鳢投喂充足冰鲜鱼苗使其饱食,持续2d;之后2d不再投喂任何鱼苗,进行饥饿处理。对于每一种实验饵料鱼苗开展如下实验设置:在12个250 L玻璃缸中,一半放入实验对象雀鳢,另一半放入斑鳢,每个缸中放置1条。每个捕食者的6个玻璃缸中分别加入1、2、4、8、16和32条

饵料鱼苗。实验设置3个重复,共铺设玻璃缸36个(图1)。实验共开展48h,在结束后记录每个玻璃缸中被摄食的鱼苗数量。在一组实验结束后,重新对雀鳢和斑鳢开展饱食及饥饿处理,对另一种饵料鱼苗重复上述实验操作,实验共涉及3种饵料鱼苗,共重复上述实验操作3次。在整个实验过程中,对主要水环境参数进行了测量和记录[水温为(28.8±0.06)℃,溶氧为(4.1±0.02) mg/L, pH为7.5±0.14,盐度为(0.16±0.01) g/L,电导率为(291.0±18.0) μs/cm,化学需氧量为6 mg/L]。

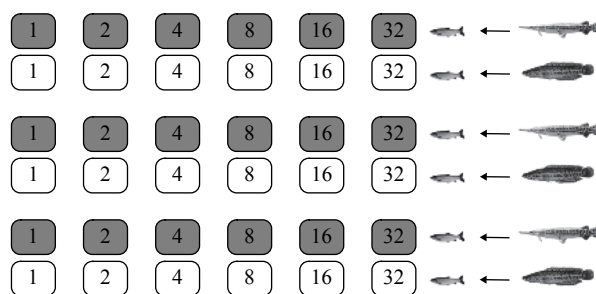


图1 雀鳢与斑鳢的功能反应实验布局图

Fig. 1 Layout of the functional response experiment for *Lepisosteus oculatus* and *Channa maculata*

图中数字代表饵料鱼苗的密度,右图表示雀鳢和斑鳢分别取食饵料鱼苗

The numbers represent the density of prey fishes and right figures show that two predator fishes *L. oculatus* and *C. maculata* feed on these prey fishes respectively

1.3 鱼苗存活率测定

待雀鳢与斑鳢功能反应实验完成后,将这2种实验鱼及饵料鱼苗从实验玻璃缸中移出,开展新的实验对鱼苗自然存活率进行评估。对每种饵料鱼苗,按照1、2、4、8、16和32的密度梯度在玻璃缸中投放,但不放入捕食者雀鳢或斑鳢,2d后记录鱼苗自然死亡的数目,计算存活率。3种鱼苗的平均存活率为99.29%,因此,上述功能反应实验中鱼苗的死亡主要由实验鱼捕食造成。

1.4 食物转化率及相对生长率测定

随机选取实验鱼雀鳢和斑鳢各6条,分别放置于6个250 L的玻璃缸中暂养,至正常摄食后开始实验。每天投喂实验鱼体重的5%重量的冰鲜食蚊鱼(*Gambusia affinis*),投喂15d后测量实验鱼体重。每天投喂前均收集前一天的残饵并称量,计算鱼类进食饵料的实际重量。鱼类的食物转化效率(E)和相对生长率(g)依据以下公式计算^[20, 21]:

$$E = 100 \frac{\Delta B}{C} \quad (1)$$

$$g = \frac{W_2 - W_1}{W_1 \times T} \quad (2)$$

式中, C 为鱼类所吃食饵料重量(g), ΔB 为鱼体重增加量(g), W_1 为鱼的初始体重(g), W_2 为实验结束时鱼体重(g), T 为实验时间(d)。

1.5 功能反应类型的判断、参数的估计及曲线的拟合

功能反应类型通过逻辑斯蒂回归确定, 第一项系数为负则表明功能反应类型为Type-II型; 第一项系数为正而第二项系数为负则表明功能反应类型为Type-III型^[22]。Rogers的随机捕食方程常用来描述Type-II功能反应, 其具体公式为^[23]:

$$Ne = N \{1 - \exp [a (Neh - T)]\} \quad (3)$$

式中, Ne 为饵料鱼类被取食的个数, N 为饵料鱼类投喂的个数, a 为袭击率(m^2/h), h 为捕食鱼类消化饵料的处理时间(h/ind.), 其倒数乘以实验时间 T (h)即为捕食鱼类的最大取食率($1/hT$)。通过Lambert W函数, 解析以上递归方程, 得到如下公式^[24]:

$$Ne = N - \frac{W \{ahN \exp [-a (T - hN)]\}}{ah} \quad (4)$$

采用实验数据, 拟合以上方程, 估计出功能反应的2个取食效率相关参数 a 和 h , 比较了它们在雀鳢和斑鳢之间的差异。

1.6 种群增长趋势模拟

结合功能反应及食物转化效率, 考虑到物种内密度制约导致的死亡增加, 本研究构建了种群增长的模拟模型如下:

$$\frac{dy}{dt} = fy \left(N - \frac{W \{ahN \exp [-a (T - hN)]\}}{ah} \right) \times \frac{B_{prey}}{B_{predator}} - \mu y^2 \quad (5)$$

式中, f 为食物转化效率, y 为取食者数量, μ 为密度制约强度即增加单位个体导致的死亡率, B_{prey} 和 $B_{predator}$ 分别为被捕食者和捕食者的平均体重。应用该模型对雀鳢和斑鳢取食本地鱼类资源后的种群动态进行了模拟。

本研究所有的统计分析、模拟及作图在R 3.5.3完成^[25]。功能反应的分析通过R包frair完成^[26]。由于功能反应参数袭击率和最大取食率为非正态分布, 在R基础包Stats中采用wilcoxon检验比较雀鳢与斑鳢功能反应的差异(显著性水平 $\alpha=0.05$)。

2 结果

2.1 雀鳢与斑鳢功能反应类型及强度比较

雀鳢和斑鳢的功能反应曲线均为Type-II型(雀鳢, $z=-4.900$, $P<0.001$; 斑鳢, $z=-3.462$, $P<0.001$)。雀鳢和斑鳢基于3种鱼苗的平均功能反应曲线非常接近, 95%的置信区间有较多重合(图2A); 2种捕食者的袭击率(a , $W=2$, $P=0.383$)及处理时间(h , $W=3$, $P=0.663$)均无显著差异(图2B和2C)。单独分析雀鳢和斑鳢对鲢、广东鲂和草鱼的摄食情况, 发现这2种捕食者取食3种鱼苗的功能反应相近(图3), 但袭击率 a 与处理时间 h 的数值随被捕食鱼类的种类而有所变化(表1)。结果表明, 雀鳢与斑鳢具有相近的功能反应, 单位资源消耗率并无显著区别。

2.2 雀鳢与斑鳢食物转化效率及相对增长率

雀鳢和斑鳢的平均食物转化效率分别为31.0%和22.6%, 二者无显著差异($W=28$, $P=0.132$)。雀鳢的相对生长效率显著高于斑鳢($W=31$, $P<0.05$), 分别为1.6和0.9%/d(表2)。

2.3 雀鳢与斑鳢种群增长趋势模拟

结合食物转化效率及功能反应, 模拟了不同种内密度制约强度下2种捕食者的种群增长趋势。结

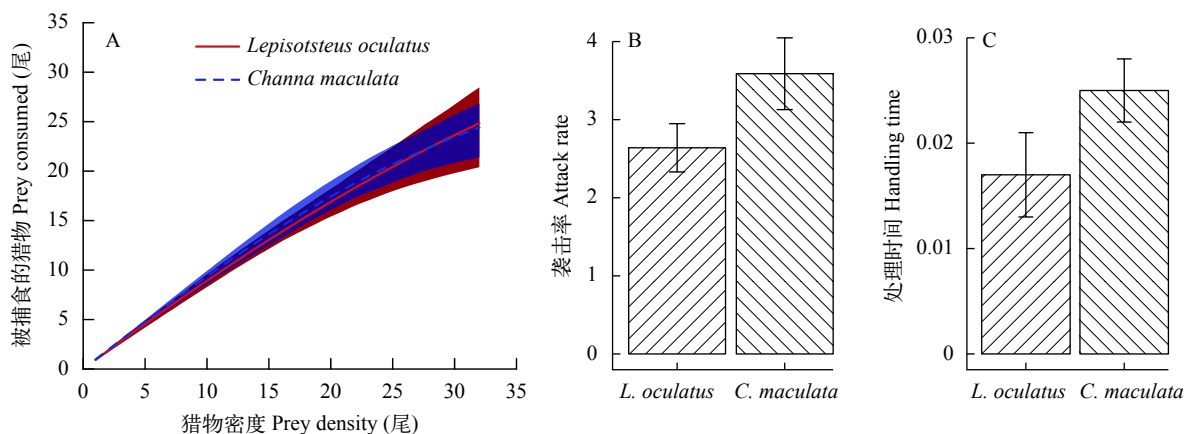


图2 雀鳢与斑鳢总的功能反应曲线(A)及参数(B. 袭击率; C. 处理时间)比较

Fig. 2 Functional response curves (A) and parameters (B. Attack rate; C. Handling time) of *Lepisosteus oculatus* and *Channa maculata*

果表明, 雀鳢更快达到饱和的种群密度, 在密度制约效应为0.005时, 雀鳢在150d左右达到稳定的种群密度, 而斑鳢在200d左右种群增长趋于饱和。相同密度制约条件下, 雀鳢的饱和种群密度一直高于斑鳢(图 4)。

3 讨论

3.1 雀鳢与斑鳢的功能反应及种群增长趋势比较

本研究发现, 雀鳢与斑鳢的功能反应类型均为 Type- II 型。这一结果与最近开展的功能反应实验的结果一致^[17, 31, 32]。相对于 Type-III 型捕食者, Type- II 型的捕食者对于猎物具有更高的影响, 在猎物密度比较低时, 对猎物有更高捕食率, 这对猎物种群的影响是毁灭性的, 更容易造成物种的局部灭绝^[16]。

雀鳢与斑鳢的单位资源消耗率并无显著差异。尽管雀鳢具有更长的吻及长而锋利的牙齿, 但其身被较厚的菱形硬鳞, 妨碍灵活性^[33, 34]。通过观察发现雀鳢较少主动快速追击捕食, 多等到猎物游

至头部附近再突然张大吻部将其吞掉, 这与斑鳢的捕食方法相反。斑鳢的吻长相对于雀鳢较短, 牙齿也较雀鳢短, 但其体被圆鳞, 游动速度快, 多主动快速捕食。需要指出的是, 本实验在水族箱中开展, 较小的空间可能妨碍这2种凶猛鱼类的转身、游动能力等, 因而可能低估他们的单位取食效率。

模型模拟结果显示, 雀鳢的种群增长一直高于斑鳢且具有更高的稳定种群密度。这表明, 尽管雀鳢与斑鳢的单位取食率和食物转化效率并无显著差异, 但取食相同资源条件下雀鳢有更快的种群增长。当前模拟假设种内密度导致的死亡率相同, 为了更为准确地预测种群增长趋势, 将来可能需要开展密度制约实验量化雀鳢和斑鳢的种内密度制约强度, 将其纳入种群增长预测模型。

本研究的实验和模拟为理解雀鳢的捕食和种群动态等提供了一定参考, 为将来结合普查数据计算雀鳢的相对影响潜力指数RIP提供了基础。然而, 需要指出的是当前结果在特定实验环境下取得, 无法完全反映野外复杂自然条件下雀鳢的捕食和

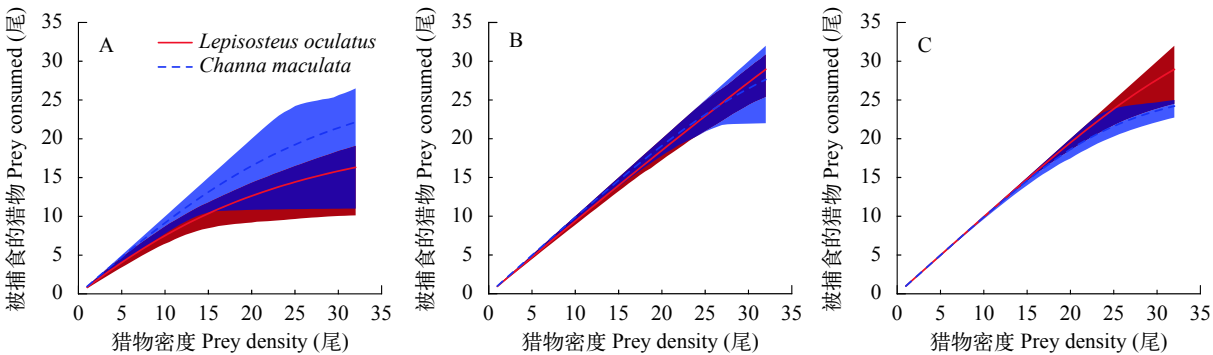


图 3 雀鳢与斑鳢摄食鳊(A)、广东鲂(B)和草鱼(C)鱼苗的功能反应曲线

Fig. 3 Functional response curves of *Lepisosteus oculatus* and *Channa maculata* when feeding on three fries *C. molitorella* (A), *M. terminalis* (B) and *C. idellus* (C)

表 1 雀鳢与斑鳢摄食3种鱼苗的功能反应参数

Tab. 1 Functional response parameters for *Lepisosteus oculatus* and *Channa maculata* when feeding on three fries

捕食者Predator	功能反应参数FR Parameter	饵料鱼苗Prey species	参数值Value	SE Standard error	P值P Value
雀鳢 <i>L. oculatus</i>	袭击率Attack rate (m^2/h)	鳊 <i>C. molitorella</i>	1.978	0.466	<0.001
		广东鲂 <i>M. terminalis</i>	2.996	0.646	<0.001
		草鱼 <i>C. idellus</i>	6.450	2.074	<0.002
	处理时间Handling time (h/ind.)	鳊 <i>C. molitorella</i>	0.039	0.010	<0.001
		广东鲂 <i>M. terminalis</i>	0.007	0.008	0.337
		草鱼 <i>C. idellus</i>	0.022	0.005	<0.001
斑鳢 <i>C. maculata</i>	袭击率Attack rate (m^2/h)	鳊 <i>C. molitorella</i>	3.402	0.799	<0.001
		广东鲂 <i>M. terminalis</i>	5.591	1.486	<0.001
		草鱼 <i>C. idellus</i>	6.920	2.057	<0.001
	处理时间Handling time (h/ind.)	鳊 <i>C. molitorella</i>	0.030	0.007	<0.001
		广东鲂 <i>M. terminalis</i>	0.023	0.005	<0.001
		草鱼 <i>C. idellus</i>	0.033	0.004	<0.001

表 2 雀鳝与斑鳢食物转化率及相对生长率

Tab. 2 Food conversion efficiencies and relative growth rates for *Lepisosteus oculatus* and *Channa maculata*

捕食者 Predator	初始体重 Initial body weight W_1 (g)	结束体重 Final body weight W_2 (g)	体重增加量 Weight gain ΔB (g)	饵料摄食量 Food intake C (g)	食物转化效率 Food conversion efficiency E (%)	相对生长率 Relative growth rate G (%/d)
雀鳝 <i>L. oculatus</i>	469.7±16.2 ^a	581.7±21.5 ^a	112.0±12.0 ^a	358.7±16.5 ^a	31.0±2.4	1.6±0.1 ^a
斑鳢 <i>C. maculata</i>	401.3±9.0 ^b	457.5±16.2 ^b	56.3±10.9 ^b	240.1±14.1 ^b	22.6±3.4	0.9±0.2 ^b

注: 同列数据上标不同表示组间存在显著差异($P<0.05$)

Note: Values in each column with different superscripts are significantly different ($P<0.05$)

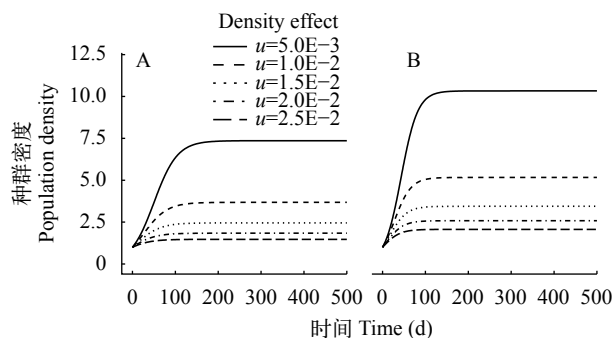


图 4 斑鳢(A)与雀鳝(B)的种群增长趋势模拟

Fig. 4 Population growth simulation for *Channa maculata* (A) and *Lepisosteus oculatus* (B)

种群增长规律, 未来仍需开展更深入的观察或实验研究以揭示其自然捕食规律。

3.2 功能反应方法在外来物种生态影响评估中的应用

捕食者功能反应能够较好地揭示捕食者对本地资源的单位资源消耗率^[16], 该方法已应用于大口黑鲈(*M. salmoides*)、革胡子鲶(*Clarias lazera*)和福寿螺(*Pomacea canaliculata*)等外来水生物种对本地资源的影响评估^[17, 18, 27]。例如, Paterson等^[28]比较了本地迪氏钩虾(*Gammarus duebeni celticus*)和入侵蚤状钩虾(*Gammarus pulex*)的功能反应, 发现2种捕食者对猎物的消耗量相似, 且摄食量不受寄生者或更高级的捕食者-鱼类的影响。徐猛等^[18]比较了外来入侵物种福寿螺、外来非入侵物种平角卷螺(*Planorbis corneus*)及中国本地的铜锈环棱螺(*Bellamya aeruginosa*)3种植食性软体动物的功能反应大小, 发现入侵物种福寿螺具有最高的功能反应强度, 苹果螺次之, 本地螺最低。Dick等^[29]在计算功能反应的基础上, 通过纳入外来和本地物种的相对多度, 构建了相对影响潜力(RIP)这一量化指标来评估和比较不同外来物种的生态影响。这些研究利用捕食者功能反应这一经典动物捕食理论模型为外来物种的生态影响评估提供了全新的视角和方向^[30]。

当前, 国内对外来种生态影响的预测和评估

仍缺少可行的量化指标, 度量外来及生态位相似本地种的功能反应, 无疑提供了一种可供选择的方法。本研究比较了典型外来鱼类雀鳝和土著鱼类斑鳢的功能反应, 提供了一般性的实验设计、参数估计及模型模拟方法, 意在抛砖引玉, 为其他外来物种的影响评估提供借鉴。未来几年, 利用国家开展外来物种普查的契机, 通过系统开展功能反应实验结合外来物种的多度及分布数据, 有望对我国外来物种的生态影响进行系统的评估和量化比较。

4 结论

本研究通过比较外来鱼类雀鳝和土著鱼类斑鳢的功能反应, 揭示了雀鳝的相对资源消耗率及种群发展潜力, 为评估其生态影响提供了基础数据。雀鳝作为观赏鱼由中北美洲引入中国, 由于养殖逃逸和人为放生, 目前在南方多地水库和河流等已发现其踪迹。虽然本研究的初步结果表明其单位资源消耗率和食物转化效率等方面并没有显著高于斑鳢, 但其相对生长率更高, 种群增长更快。而且, 雀鳝排卵期会产生剧毒物质, 不宜食用, 在自然水域中几乎没有天敌, 若缺少监管导致其大量繁殖、扩散, 可能对水生生态系统造成严重危害。

建议从以下方面开展雀鳝的防控和管理: (1) 制定相关管理措施禁止放生和养殖丢弃等行为; (2) 严禁各类非法引入和无许可养殖; (3) 限制国内市场的交易买卖; (4) 加强科学研究, 评估其生态风险和潜在地理分布, 研发相关监测和防控技术。

参考文献:

- [1] Simberloff D, Martin J L, Genovesi P, *et al.* Impacts of biological invasions: what's what and the way forward [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2013, **28**(1): 58-66.
- [2] Pimentel D, Zuniga R, Morrison D. Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States [J]. *Ecological Economics*, 2005, **52**(3): 273-288.
- [3] Xu H, Ding H, Li M, *et al.* The distribution and economic losses of alien species invasion to China [J]. *Bio-*

- gical Invasions*, 2006, **8**(7): 1495-1500.
- [4] Chen B X, Sun Y F, Han Z H, *et al.* Challenges in preventing and controlling invasive alien species in China [J]. *Journal of Biosafety*, 2020, **29**(3): 157-163. [陈宝雄, 孙玉芳, 韩智华, 等. 我国外来入侵生物防控现状, 问题和对策 [J]. *生物安全学报*, 2020, **29**(3): 157-163.]
 - [5] Ma Y Z. Invasive species has led to 200 billion economic loss every year in China [J]. *China Economy Weekly*, 2009(21): 43-45. [马玉忠. 外来物种入侵中国每年损失 2000 亿 [J]. *中国经济周刊*, 2009(21): 43-45.]
 - [6] Li J L. Exotic Aquatic Animals and Plants in China [M]. Shanghai: Shanghai Scientific & Technical Publishers, 2007: 1-7. [李家乐. 中国外来水生动植物 [M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2007: 1-7.]
 - [7] Xu H G, Qang S. China's Invasive Alien Species [M]. Beijing: Science Press, 2011: 12-19. [徐海根, 强胜. 中国外来入侵生物 [M]. 北京: 科学出版社, 2011: 12-19.]
 - [8] Ding H, Xu H G, Qang S, *et al.* Status quo and trends of biological invasion into China [J]. *Journal of Ecology and Rural Environment*, 2011, **27**(3): 35-41. [丁晖, 徐海根, 强胜, 等. 中国生物入侵的现状与趋势 [J]. *生态与农村环境学报*, 2011, **27**(3): 35-41.]
 - [9] Hu Y C, Dong Z G, Hao X J, *et al.* The Illustrated Handbook of Common Exotic Aquatic Species in China [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2020: 210-212. [胡隐昌, 董治国, 郝向举, 等. 中国常见外来水生动植物图鉴 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2020: 210-212.]
 - [10] Hu Y C, Gu D E, Mu X D. Handbook of Common Aquatic Exotic Species in China [M]. Beijing: Science Press, 2015: 1-3. [胡隐昌, 顾党恩, 牟希东. 我国常见外来水生生物识别手册 [M]. 北京: 科学出版社, 2015: 1-3.]
 - [11] Yuan L Y, Zhou Z C, Zhou J J, *et al.* Preliminary Investigation of fish resources in the Tongshan River [J]. *Sichuan Journal of Zoology*, 2012, **31**(6): 961-964. [袁乐洋, 周卓诚, 周佳俊, 等. 福建桐山溪鱼类资源调查初报 [J]. *四川动物*, 2012, **31**(6): 961-964.]
 - [12] Yang Z P, Lu Q Q. Potential hazards and countermeasures of alien fishes in Dongguan section of Dongjiang River [J]. *Green Technology*, 2016(10): 149-151. [杨志普, 卢琦琦. 东江东莞段鱼类外来种潜在危害与应对策略 [J]. *绿色科技*, 2016(10): 149-151.]
 - [13] Holling C S. Some characteristics of simple types of predation and parasitism [J]. *The Canadian Entomologist*, 1959, **91**(7): 385-398.
 - [14] Guo Y J. A review on functional response models for predation [J]. *Chinese Journal of Biological Control*, 1993, **9**(1): 40-45. [郭玉杰. 捕食作用中的功能反应模型 [J]. *中国生物防治学报*, 1993, **9**(1): 40-45.]
 - [15] Wu K J, Sheng C F, Gong P Y. Equation of predator functional response and estimation of the parameters in it [J]. *Chinese Bulletin of Entomology*, 2004, **41**(3): 267-269. [吴坤君, 盛承发, 龚佩瑜. 捕食性昆虫的功能反应方程及其参数的估算 [J]. *昆虫知识*, 2004, **41**(3): 267-269.]
 - [16] Dick J T A, Alexander M E, Jeschke J M, *et al.* Advancing impact prediction and hypothesis testing in invasion ecology using a comparative functional response approach [J]. *Biological Invasions*, 2014, **16**(4): 735-753.
 - [17] Alexander M E, Dick J T A, Weyl O L, *et al.* Existing and emerging high impact invasive species are characterized by higher functional responses than natives [J]. *Biology Letters*, 2014, **10**(2): 182-203.
 - [18] Xu M, Mu X, Dick J T A, *et al.* Comparative functional responses predict the invasiveness and ecological impacts of alien herbivorous snails [J]. *PLoS One*, 2016, **11**(1): e0147017.
 - [19] Bollache L, Dick J T A, Farnsworth K D, *et al.* Comparison of the functional responses of invasive and native amphipods [J]. *Biology Letters*, 2008, **4**(2): 166-169.
 - [20] Tang Q S, Sun Y, Guo X W, *et al.* Ecological conversion efficiencies of 8 fish species in Yellow Sea and Bohai Sea and main influence factors [J]. *Journal of Fisheries of China*, 2002, **26**(3): 219-225. [唐启升, 孙耀, 郭学武, 等. 黄、渤海 8 种鱼类的生态转换效率及其影响因素 [J]. *水产学报*, 2002, **26**(3): 219-225.]
 - [21] Yin M C. Fish Ecology [M]. Beijing: China Agriculture Press, 1995: 34-55. [殷名称. 鱼类生态学 [M]. 中国农业出版社, 1995: 34-55.]
 - [22] Juliano S A. Nonlinear Curve Fitting: Predation and Functional Response Curves [M]//Scheiner S M, Gurevitch J (Eds.), Design and Analysis of Ecological Experiments. Oxford: Oxford University Press, 2001: 178-196.
 - [23] Rogers D. Random search and insect population models [J]. *The Journal of Animal Ecology*, 1972(41): 369-383.
 - [24] Corless R M, Gonnet G H, Hare D E, *et al.* On the Lambert W function [J]. *Advances in Computational Mathematics*, 1996, **5**(1): 329-359.
 - [25] Team R C. A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2019. Available at: www.R-project.org.
 - [26] Pritchard D W, Paterson R, Bovy H C, *et al.* Frail: an R package for fitting and comparing consumer functional responses [J]. *Methods in Ecology and Evolution*, 2017, **8**(11): 1528-1534.
 - [27] Zhu B T, Xu M, Liu C, *et al.* Comparison of functional responses and biological characteristics between exotic species *Clarias gariepinus* and native species *Silurus asotus* [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2020, **39**(2): 567-575. [朱冰涛, 徐猛, 刘超, 等. 外来鱼类革胡子鲶与本地鲢的功能反应及生物学特性的比较 [J]. *生态学杂志*, 2020, **39**(2): 567-575.]
 - [28] Paterson R A, Dick J T, Pritchard D W, *et al.* Predicting invasive species impacts: a community module functional response approach reveals context dependencies [J]. *Journal of Animal Ecology*, 2015, **84**(2): 453-463.
 - [29] Dick J T A, Laverly C, Lennon J J, *et al.* Invader Rela-

- tive Impact Potential: a new metric to understand and predict the ecological impacts of existing, emerging and future invasive alien species [J]. *Journal of Applied Ecology*, 2017, **54**(4): 1259-1267.
- [30] Xu M, Wei H, Luo D, *et al.* Ecological impacts Assessment and Risk Analysis of Alien Species: Quantitative Approach, Mechanism and Process. Lectures in Modern Ecology (VIII): Advances in Community, Ecosystem and Landscape Ecology [M]//Gao Y B, Wu J G (Eds.), Beijing: Higher Education Press, 2017: 37-55. [徐猛, 韦慧, 罗渡, 等. 外来物种生态影响评估和风险分析: 数量方法、机制过程与实践应用. 现代生态学讲座VII: 群落、生态系统和景观生态学研究新进展 [M]//高玉葆, 郭建国. 北京: 高等教育出版社, 2017: 37-55.]
- [31] Lavery C, Dick J T A, Alexander M E, *et al.* Differential ecological impacts of invader and native predatory freshwater amphipods under environmental change are revealed by comparative functional responses [J]. *Biological Invasions*, 2014, **17**(6): 1760-1770.
- [32] Dick J T A, Gallagher K, Avlijas S, *et al.* Ecological impacts of an invasive predator explained and predicted by comparative functional responses [J]. *Biological Invasions*, 2013, **15**(4): 837-846.
- [33] Zheng W. The scales of fishes [J]. *Fisheries Science and Technology Information*, 2009, **36**(4): 206-208. [郑伟. 鱼类的鳞片 [J]. *水产科技情报*, 2009, **36**(4): 206-208.]
- [34] Liu L Y, Zheng G M. Zoology (the Fourth Edition) [M]. Beijing: Higher Education Press, 2009: 334-369. [刘凌云, 郑光美. 普通动物学(第4版) [M]. 北京: 高等教育出版社, 2009: 334-369.]

COMPARISON OF FUNCTIONAL RESPONSES BETWEEN EXOTIC SPECIES *LEPISOSTEUS OCULATUS* AND NATIVE SPECIES *CHANNA MACULATA*

XU Meng¹, ZHU Bing-Tao^{1,2}, YANG Ye-Xin¹, SONG Hong-Mei^{1,3}, LIU Chao¹ and MU Xi-Dong¹

(1. Key Laboratory of Recreational Fisheries, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Guangdong Engineering Technology Research Center for Advanced Recreational Fisheries, Pearl River Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Guangzhou 510380, China; 2. College of Fisheries and Life Science, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China; 3. Key Laboratory of Aquatic Animal Immune Technology of Guangdong Province, Guangzhou 510380, China)

Abstract: Exotic fish garpikes have caused some social panic due to their occurrence in the freshwater lake. As ferocious predators, they have high threats to native fish species and the aquatic ecosystem. However, we know very little about how strong garpikes feed on native fish species, and whether they are different from other native predators in feeding efficiency. Using a manipulative experiment, we studied the functional response of a common garpike, *Lepisosteus oculatus* on three prey, *Cirrhinus molitorella*, *Megalobrama terminalis*, and *Ctenopharyngodon idellus*. The functional response of *L. oculatus* was further compared with that of native similar predatory species, *Channa maculata*. Specifically, we studied the types of functional response, constructed the functional response curves, estimated the parameters representing feeding efficiency. By combining the functional responses and food conversion efficiency, we constructed a mechanistic model to simulate their population developments with time when considering the potential different mortality rates due to intraspecific density dependence. We found that both *L. oculatus* and *C. maculata* had Type-II functional responses. It was not significantly different in the rate of unit resource consumption between the two species, that is, there was no significant difference neither in the attack rate ($P=0.383$) nor in the handling time ($P=0.663$). While the relative growth rate of *L. oculatus* was higher than that of *C. maculata* ($P<0.05$), there was no significant difference in food conversion efficiency between these two species ($P=0.132$). We also found that *L. oculatus* had faster population growth and higher stable population density than *C. maculata*. Collectively, our results indicate that *L. oculatus* have neither a higher resource consumption rate nor food conversion efficiency than native similar predators. However, we suggest that it is still very necessary to monitor and control this exotic fish in the natural aquatic ecosystem, given that it has no natural enemies, consumes many native fishes, and competes with native predatory fish. Our quantification of functional responses provides a basis for future systematic assessment on the ecological impacts of *L. oculatus*, and can serve as a reference for assessing resource consumption rate and potential ecological impacts of other exotic fishes.

Key words: Exotic fishes; *Lepisosteus oculatus*; *Channa maculata*; Functional responses; Per capita resource consumption; Ecological impacts