

## 基于淡水蚌类的生物学特征预测种群局部定居率和灭绝率——以鄱阳湖为例<sup>\*</sup>

武瑞文<sup>1,2</sup>,高博宇<sup>1</sup>,兰志春<sup>2</sup>,张铭华<sup>1</sup>,欧阳珊<sup>1</sup>,吴小平<sup>1,2\*\*</sup>

(1:南昌大学生命科学学院,南昌 330031)

(2:南昌大学生命科学研究院流域生态研究所,南昌 330031)

**摘要:**淡水蚌类是全球最受威胁的动物群之一。加强淡水蚌类灭绝机制的研究,对促进野生淡水蚌类生物多样性的保护和管理具有重要的意义。淡水蚌类具有独特的生活史,发育过程中的钩介幼虫必须依赖于宿主鱼才能完成变态发育。淡水蚌局部种群之间的交流是通过宿主鱼的迁移和幼虫漂流来实现的。通过对鄱阳湖 12 个采样地点调查,计算了 39 种淡水蚌的局部定居率和灭绝率,利用一般线性模型,通过比较最低赤池信息准则和许瓦兹贝叶斯准则来评估淡水蚌类的 8 个生物学特征对预测种群局部定居率和灭绝率的可行性。结果表明:淡水蚌类的生物学特征与局部定居率和灭绝率存在相关性,可以用来预测种群局部定居和灭绝,其中种群结构和繁殖时期这两个生物学特征是预测局部定居率的最佳组合模型,分布密度、繁殖能力、保护现状和运动能力是预测局部灭绝率的最佳结合模型。就鄱阳湖淡水蚌类而言,局部灭绝率显著超过局部定居率,表明局部种群隔离程度正在加重,面临着严重的种群灭绝危机。

**关键词:**淡水蚌类;生物学特征;定居率;灭绝率;鄱阳湖

### Predicting local colonization and extinction rates of freshwater mussels based on biological traits in a case of Lake Poyang

WU Ruiwen<sup>1,2</sup>, GAO Boyu<sup>1</sup>, LAN Zhichun<sup>2</sup>, ZHANG Minghua<sup>1</sup>, OUYANG Shan<sup>1</sup> & WU Xiaoping<sup>1,2\*\*</sup>

(1: School of Life Sciences, Nanchang University, Nanchang 330031, P.R.China)

(2: Center for Watershed Ecology Institute of Life Science, Nanchang University, Nanchang 330031, P.R.China)

**Abstract:** Freshwater mussels are one of the most endangered animal groups in the world. Testing the relationship between the traits and the risk of extinction of freshwater mussels would greatly facilitate the conservation and management of freshwater mussels. Mussels have unique life history. Since the glochidia of most mussels are obligate ectoparasites living on the fins or gill filament of host-fishes, the dispersal between different local populations of mussels depends on the host movement. In this study, we calculated local colonization and extinction rates for 39 mussel species sampled from 12 sites in the Lake Poyang basins, and used general linear models of Akaike information criterion and Schwarz Bayesian Criterion to determine the relative importance of each biological trait in local colonization and extinction rates. The result indicated that population structure and breeding time were the best predictors of local colonization. Distribution density, reproductivity, locomotility and conservation status were the best predictors of local extinction rates. Local colonization and extinction rates of freshwater mussels were closely correlated with species biological traits and the biological traits can be used to predict local colonization and extinction patterns. Overall, it indicated that those local populations were becoming increasingly isolation and suffering an extinction crisis when the local extinction rates exceeded local colonization rate. This study provides a theoretical and practical foundation to the maintenance of mussel populations and biodiversity conservation.

**Keywords:** Freshwater mussels; biological traits; colonization rates; extinction rates; Lake Poyang

\* 国家自然科学基金项目(31260515)资助。2016-04-25 收稿;2016-07-15 收修改稿。武瑞文(1990~),男,博士研究生;E-mail: 494212953@qq.com。

\*\* 通信作者;E-mail:xpwu@ncu.edu.cn。

保护生物学最重要的一项工作就是判断哪些物种最容易灭绝<sup>[1-2]</sup>。大多数灭绝风险评估是基于物种面积关系、隔离和种群大小的分析<sup>[3-4]</sup>,本质上忽略了不同种群之间的生态作用,以及极端自然条件的干扰和人类活动的影响。

我国长江中下游是淡水蚌类分布最集中的地区。近年来由于人类活动对蚌类栖息地破坏加剧,使得该地区的淡水蚌类受到了严重威胁<sup>[5-6]</sup>。因此,加强对淡水蚌类灭绝机制的研究,对促进淡水蚌类生物多样性保护和管理具有重要意义。

淡水蚌类常以多物种聚集形式出现,我们称之为蚌床。蚌床面积通常为50~5000 m<sup>2</sup>,蚌床内种群的密度往往要比外面高出10~100倍<sup>[7]</sup>。淡水蚌类具有独特的生活史,发育过程中的钩介幼虫需要寄生在鱼鳃或鳍上<sup>[8-12]</sup>。蚌类运动缓慢,其种群在蚌床之间的扩散多是通过钩介幼虫宿主鱼的移动或幼虫漂流来完成。

为了预测种群是趋于灭绝还是能维持一段时间,生态学家构建了集合种群模型。研究集合种群通常着眼于一个较大的区域,而在这个区域内包含很多小种群(局部种群)的栖息地点(斑块)。在集合种群动态模型中,随着时间演替,局部种群可能出现扩散或灭绝,若局部种群由于各种原因走向灭绝,称为局部灭绝;若局部种群通过扩散占据了其他的空白斑块,并且在新的斑块中定居,称为局部定居<sup>[13]</sup>。在这个模型中,局部种群是彼此相联系的,通过比较集合种群中的局部定居率和灭绝率,可以对种群的可持续性进行评估<sup>[14]</sup>。在当前自然生境正日益加速丧失和破碎化的背景下,越来越多的物种只能栖息于片段生境中,集合种群的概念受到了空前的重视,许多学者利用集合种群模型对片段生境中种群的灭绝风险进行预测和评估<sup>[15-20]</sup>。Vaughn<sup>[21]</sup>首次探讨了集合种群模型评估淡水蚌类灭绝风险的适用性。Hinck等<sup>[22]</sup>将区域内的蚌床作为局部种群处理,其集合种群由若干蚌床构成,蚌床之间种群的迁入和迁出与钩介幼虫扩散有关。由于估算定居率和灭绝率需要追溯到数十年前的历史数据<sup>[23]</sup>,而这样的数据保存相对较少,因此,基于集合种群动态模型,通过计算局部定居率和灭绝率来评估淡水蚌类的灭绝风险仍需要更多实践<sup>[24-25]</sup>。

本研究选择集合种群模型中的内部定居(internal colonisation)和救援效应(rescue effect)相结合的模型,利用1960s和21世纪以后所得的鄱阳湖淡水蚌类的数据,计算局部种群定居率和灭绝率,探讨淡水蚌类的生物学特征与种群局部定居率和灭绝率的关系,确定哪些生物学特征能最好地预测种群局部定居率和灭绝率,以期为鄱阳湖淡水蚌类的合理利用和保护提供依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 采样时间和地点

集合种群的种群动态测定必须限定在一个特定的时间范围内<sup>[13]</sup>。张玺等<sup>[26]</sup>最早对鄱阳湖及其周围水域的双壳类进行了较为系统的研究,采集了该地区南昌赣江、涂家埠、瑞洪信江、德安博阳河、九江八里湖、星子南康镇、湖口双钟镇、都昌南河头、鄱阳汪氏湾、吴城、新建、谢埠12个样点的标本(图1)。

2014—2015年的3—4月,本文就鄱阳湖这12个采样点的蚌类再次作了调查,利用这两个时期的物种数据来估计局部定居率和灭绝率。

### 1.2 采样方法

采取定量定时的方法在各采样点对淡水蚌进行采集。使用宽60 cm的蚌耙,将蚌耙拉绳的一端固定在调查船上,然后将蚌耙抛入湖中,均速、缓慢地拖拉100 m,然后提起,收集标本。蚌床采集所用的总时间随着蚌床大小的变化而改变,但每个采样点中至少要搜寻2 h。采集的标本用75%的酒精或5%的福尔马林固定保存,并进行分类鉴定、计数、测量形态学参数。

### 1.3 淡水蚌生物学特征选择及评分指标

通过野外调查和收集相关资料,选择的生物学特征包括3个方面:种群特征、生活史特征和人为干扰情况。种群特征包括分布密度、种群结构;生活史特征包括繁殖能力、繁殖时期、特有种类情况以及运动能力;人为干扰情况包括经济价值和保护现状两个方面。具体评分标准如下:

分布密度(C1):根据Vaughn<sup>[25]</sup>的评分指标对鄱阳湖淡水蚌类的密度进行评分。密度 $\geq 0.01 \text{ ind./m}^2$ ,1分;0.001  $\text{ind./m}^2 \leq \text{密度} < 0.01 \text{ ind./m}^2$ ,2分;密度 $< 0.001 \text{ ind./m}^2$ ,3分。

种群结构(C2):根据刘勇江<sup>[27]</sup>对鄱阳湖淡水蚌类的种群结构分析进行评分。增长型,1分;稳定型,2

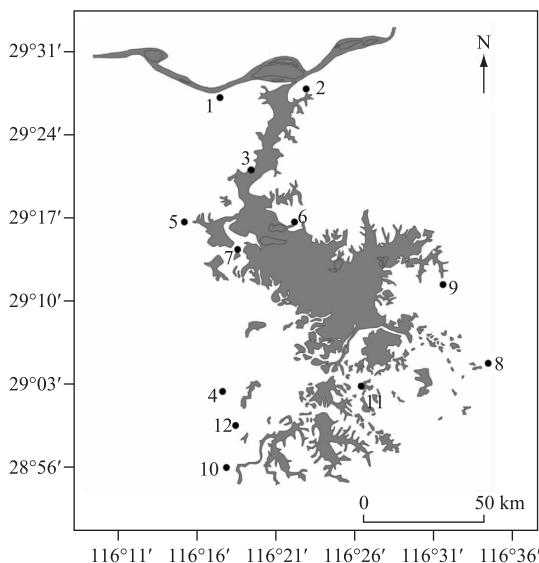


图1 鄱阳湖流域采样点分布(1:九江八里湖;2:双钟镇;3:南康镇;4:新建县;  
5:德安博阳河;6:都昌县;7:吴城;8:涂家埠;9:鄱阳县;10:南昌赣江;11:瑞洪信江;12:谢埠)

Fig.1 Sampling sites in Lake Poyang drainage (1: Bali Lake in Jiujiang; 2: Shuangzhong Town; 3: Nankang Town; 4: Xinjian County; 5: Boyang River in De'an County; 6: Duchang County; 7: Wucheng Town; 8: Tujiabu; 9: Poyang County; 10: Gan River in Nanchang; 11: Xin River in Ruihong; 12: Xiebu)

分;衰退型,3分.

繁殖能力(C3):根据前人研究成果<sup>[28-34]</sup>对淡水蚌类的产卵能力和是否易流产进行评分.繁殖力≥10万粒,不流产,1分;繁殖力≥10万粒但易流产或1万粒≤繁殖力<10万粒但不流产,2分;繁殖力<1万粒,3分.

繁殖时期(C4):刘勇江<sup>[27]</sup>根据钩介幼虫的成熟季节对鄱阳湖38种淡水蚌的繁殖期进行分类,在春、夏、秋、冬四季分别有27、16、8和6种蚌处于妊娠期,其中有些蚌不只在一个季节进行繁殖.根据淡水蚌类产卵时期与鄱阳湖禁渔期(即4—6月)的符合性评分.妊娠期完全处在禁渔期,1分;妊娠期部分处在禁渔期,2分;妊娠期完全错开禁渔期,3分.

特有种情况(C5):参照胡自强<sup>[35]</sup>关于淡水蚌类的特有性及分布来评分.广布种,1分;中国特有种,2分;江西特有种,3分.

运动能力(C6):淡水蚌类的种群生长与繁殖、种间竞争与捕食等在某种程度上都与其运动有关<sup>[36-37]</sup>.参照韩莹莹<sup>[38]</sup>的研究成果,对淡水蚌类运动能力评分.无齿蚌属和珠蚌属的物种,运动能力较大,1分;丽蚌属和尖丽蚌属物种,运动能力较弱,3分;其他物种,2分.

经济价值(C7):淡水蚌类的经济价值主要有5个方面,包括食用、育珠、药用、工艺品制作、饵料或肥料,这些特性主要与其个体大小、贝壳品质和营养价值有关.参照刘月英等<sup>[39]</sup>对淡水蚌的经济价值和利用情况评分.经济价值小,食用价值低,1分;经济价值高,但食用价值低,2分;经济价值和食用价值都高,市场有售,3分.

保护现状(C8):根据对淡水蚌类的保护和人工繁殖现状评分(数据未发表).已列为保护物种或(和)已成功人工繁殖,1分;已进行人工繁殖研究,2分;未有专项人工繁殖研究,3分.

#### 1.4 数据处理

利用两个时期内12个采样点所调查的数据,基于集合种群动态模型  $\frac{df}{dt} = I - E$  (式中,I为迁入率,E为灭绝率)的基础上,构建内部定居和救援效应相结合的集合种群模型,即  $\frac{df}{dt} = P_c(1-f) - P_e(1-f)$ ,式中,f为

这些斑块被种群实际占有的百分数;  $df/dt$  为种群所占斑块随时间的变化;  $P_c$  为局部定居率, 即和历史调查比较, 现在调查占据的新斑块数除以历史调查中未被占据的斑块数;  $P_e$  为局部灭绝率, 即在历史调查中就已被占有的斑块数除以历史和现在调查被占有的总的斑块数<sup>[25]</sup>.  $P_c$  和  $P_e$  范围为 0~1, 代表一个种群在特定的地点(蚌床)迁移或灭绝的概率. 该模型假定集合种群完全不受外部的影响, 无论是定居概率还是灭绝概率都是种群已定居斑块百分数的函数, 不考虑斑块内的自然条件和生物条件对局部定居率和灭绝率的影响<sup>[13]</sup>.

利用成对数据的  $t$  检验对 39 种淡水蚌类的平均局部定居率和灭绝率进行统计分析. 基于蚌类特征不同评分对定居率和灭绝率作平均数—标准误柱状图, 并做方差分析. 利用 SAS 软件一般线性模型逐步回归分析确定预测局部定居率和灭绝率的最佳模型, 并对最佳模型进行显著性检验. 为了对各模型的可行性进行量化, 我们对各模型计算“赤池权重(Akaike weight)”  $w_i$ ,  $w_i$  的计算公式参照文献[40]. 最佳预测模型指最低赤池信息准则(Akaike information criterion, AIC)、许瓦兹贝叶斯准则(Schwarz Bayesian Criterion, SBC) 和最高  $w_i$  的模型<sup>[41]</sup>. 结果中显示前 6 位最低 AIC 和 SBC 模型.

## 2 结果

鄱阳湖淡水蚌类局部灭绝率显著高于局部定居率 ( $t_{0.01}=2.711, P<0.01, n=39$ ) (图 2). 分布密度 ( $F_{(2, 36)}=5.393, P<0.05$ )、种群结构 ( $F_{(2, 36)}=11.480, P<0.05$ ) 和繁殖时期 ( $F_{(2, 36)}=5.529, P<0.05$ ) 3 个特征不同评分的定居率有显著差异, 通过多重比较发现, 评分为 1 和 3 的定居率之间存在差异显著, 其他之间无显著差异. 3 个特征不同评分的灭绝率均无显著差异 ( $P>0.05$ , 图 3).

依据 AIC、SBC 和  $w_i$  选择的最佳模型中, 种群结构和繁殖时期相结合的模型能较好地预测局部定居率(表 1), 组合模型的  $w_i$  达到 0.515, 且种群结构占有更大的权重 ( $w_i=0.3893$ ).

在局部灭绝率的预测模型中, 分布密度、繁殖能力、运动能力和保护现状相结合的模型是预测局部灭绝率的最佳模型(表 1), 其中, 繁殖能力在最佳模型中权重值最大 ( $w_i=0.216$ ).

预测种群局部定居率模型的  $R^2$  值大于灭绝率模型(表 1), 并且最佳模型经检验得知, 居定居率预测模型  $P<0.001$ , 灭绝率预测模型  $P=0.0422$ , 表明在筛选的最佳预测模型中, 居定居率预测模型比灭绝率更显著.

表 1 基于最小 AIC、SBC 选择预测局部定居率和灭绝率的模型\*

Tab.1 Base on AIC and SBC selection of models predicting local colonization and extinction rates

| 因变量   | 模型变量           | 回归系数 $R^2$  | $AIC_i$ | $SBC_i$ | $w_i$  |
|-------|----------------|-------------|---------|---------|--------|
| 局部定居率 | C2、C4          | 0.46        | -103.6  | -98.6   | 0.515  |
|       | C2、C3、C4       | 0.48        | -103.6  | -97.0   | 0.425  |
|       | C1、C2、C4       | 0.48        | -103.2  | -96.6   | 0.345  |
|       | C1、C2、C3、C4    | 0.50        | -102.8  | -94.5   | 0.190  |
|       | C1、C2、C3、C4、C6 | 0.52        | -102.1  | -92.1   | 0.189  |
|       | C2、C3、C4、C6    | 0.49        | -102.0  | -93.6   | 0.176  |
|       | 局部灭绝率          | C1、C3、C6、C8 | 0.10    | -123.5  | -120.2 |
|       |                | C3          | 0.11    | -122.7  | 0.216  |
|       |                | C1、C3       | 0.12    | -122.4  | 0.184  |
|       |                | C1、C3、C6    | 0.09    | -121.6  | 0.172  |
| C3、C8 | C3、C8          | 0.11        | -121.1  | -116.5  | 0.154  |
|       | C3、C6、C8       | 0.11        | -120.6  | -113.9  | 0.150  |

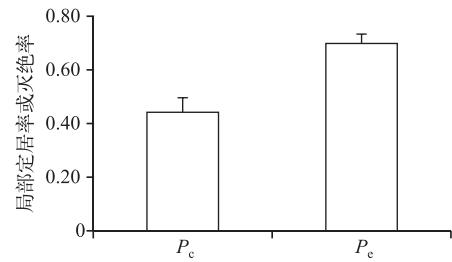


图 2 12 个采样点的平均局部定居率和灭绝率

Fig.2 Mean local colonization and extinction rates for the 12 sampling sites

\* C1~C8 分别表示分布密度、种群结构、繁殖能力、繁殖时期、特有情况、运动能力、经济价值、保护现状.

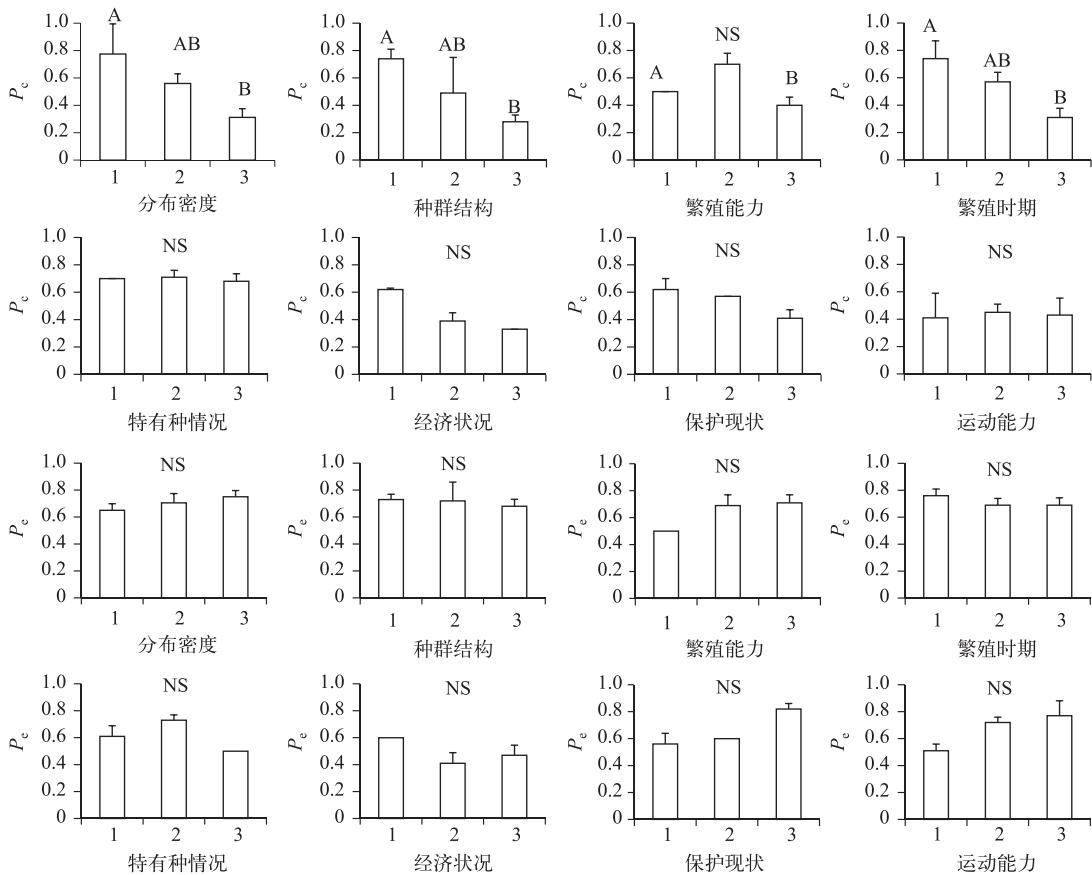


图 3 蚌类特征不同评分的平均局部定居率和灭绝率(不同大写字母表示差异显著,NS 表示差异不显著)

Fig.3 Mean local colonization and extinction rates by different grades of mussel traits

### 3 讨论

种群结构和繁殖时期是预测局部定居率的最佳组合模型。淡水蚌类的种群结构是影响种群增长的重要因素<sup>[13]</sup>。衰退型种群幼年个体数目少,老年个体数目多,出生率大于死亡率;增长型种群,出生率大于死亡率,预示种群密度将不断增加,繁殖季节钩介幼虫密度高,成功寄生的数量也就多<sup>[35]</sup>,通过寄主鱼的运动,能够迁移的种群数量也会增多。

繁殖时期也能预测局部定居率。大多数蚌类钩介幼虫的成熟期在春夏季节,即6—8月,少数种类一年繁殖两次,幼虫分别在春季和秋季成熟,如三角帆蚌、矛蚌。有些蚌类的胚胎或成熟幼虫在育儿囊内越冬,到第二年3—5月再排出<sup>[30]</sup>。淡水蚌类能否成功地完成变态发育不仅和钩介幼虫的寄生效果相关,而且和寄主鱼的存活也息息相关。当淡水蚌类的妊娠期完全处在禁渔期时,寄主鱼捕捞死亡率低,钩介幼虫更容易随着寄主鱼成功迁移到其他斑块。反之,若是淡水蚌类的妊娠期完全和禁渔期错开时,大量的寄主鱼被捕捞,使得蚌类扩散受到严重影响,局部定居率也因此而降低(图3)。

分布密度、繁殖能力、保护现状和运动能力是预测局部灭绝率的最佳结合模型。不同淡水蚌类的分布密度和繁殖能力不同,分布密度和繁殖能力高的物种局部灭绝率通常比较低(图3)。圆顶珠蚌在该区域是密度最大的物种,平均繁殖力为183.72千粒/个,相对其他淡水蚌而言,繁殖力较大,繁殖期较长(2—7月),繁殖高峰为4—6月<sup>[42]</sup>。圆顶珠蚌的生殖细胞发育属多次产卵类型,这种繁殖特征大大提高了种群繁殖力,同时,圆顶珠蚌有较强的运动能力,这些特征可能是其在不同水体中密度高的原因。

保护现状也是预测局部灭绝率的一个重要特征,表明人类活动对淡水蚌类的生存有着直接的影响。生境的破坏是鄱阳湖淡水双壳类分布密度和丰富度明显下降的重要原因。由于淡水蚌类行动缓慢,生活区域相对固定,对环境的耐受能力较弱,容易受到人类活动和极端自然状况的干扰。在鄱阳湖的主要生境干扰是挖沙、水体的污染以及人们对有重要经济价值物种的大量捕捞。近年来,政府建立了一些鱼类种质资源保护区,同时加强了对水生动物的保护,在很大程度上抑制了淡水蚌类灭绝的进程,有些种类也逐渐回归到了种群自我恢复能力的范围。但是仍有些物种濒临灭绝甚至灭绝,如龙骨蛭蚌(*Solenia carinatus*)、河蛭蚌(*Solenia rivularis*)。

淡水蚌类的运动能力也能够预测局部灭绝率。鄱阳湖是有“丰水一片,枯水一线”的水文现象,这种水位变化对淡水蚌类的生存是一种挑战,因为低水位的出现可能会导致一些淡水蚌裸露出来,面临生存威胁<sup>[6]</sup>。淡水蚌类的运动能力是对周期性的水位变化的一种适应性。Vaughn<sup>[25]</sup>指出淡水蚌类的分类位置也可预测种群灭绝率,我们认为这可能与不同类群淡水蚌类的运动能力等生物学特性有关,如珠蚌属和无齿蚌属的物种运动能力通常要大于丽蚌属、帆蚌属和蛭蚌属等。

特有情况并不能预测局部定居率或灭绝率。鄱阳湖的淡水蚌类大多数属于中国特有种,少数蚌类如蚶形无齿蚌、背角无齿蚌、背瘤丽蚌等属于广布种。本研究的集合种群区域为鄱阳湖地区,其特有性评分指标与种群定居和灭绝并没有直接的关系。

我们发现鄱阳湖淡水蚌类种群局部灭绝率显著大于定居率( $t = 2.654, P < 0.01$ ,图 2),若只考虑集合种群模型中的内部定居模型和救援效应模型,不考虑岛屿—大陆模型的话,集合种群将面临灭绝的风险,表明鄱阳湖淡水蚌类的种群已经处于衰退状态。所研究的 39 种淡水蚌类中,大多数蚌类的灭绝率大于定居率,其中巴氏丽蚌、雕刻珠蚌、三槽尖峰蚌、射线裂峰蚌和微红楔蚌最受威胁,已处于濒危状态,这些蚌的分布密度通常小于  $0.001 \text{ ind./m}^2$ ,繁殖能力和运动能力也较差,加上近年来人类活动和极端气候破坏了蚌类的生境,使得蚌类资源急剧减退。少数蚌类的灭绝率小于定居率,如圆顶珠蚌和球形无齿蚌,这些蚌类的种群结构呈增长型或稳定型,具有较长的繁殖期和较强的运动能力,并且其繁殖高峰期主要集中的鄱阳湖禁渔期,在鄱阳湖流域广泛分布(见附录)。

针对鄱阳湖淡水蚌类面临的风险,特别是受威胁、濒危状态的物种,应该引起我们足够的重视,制定合理有效的保护方针和策略,保护鄱阳湖淡水蚌类资源。

#### 4 参考文献

- [ 1 ] Jiang Zhigang, Ma Keping. Status quo, challenges and strategy in conservation biology. *Biodiversity Science*, 2009, **17**(2): 107-116. [蒋志刚, 马克平. 保护生物学的现状、挑战和对策. 生物多样性, 2009, 17(2): 107-116.]
- [ 2 ] Caughey G. Directions in conservation biology. *Journal of Animal Ecology*, 1994, **63**(2): 215-244.
- [ 3 ] Stockwell CA, Kinnison MHT. Contemporary evolution meets conservation biology. *Trends in Ecology & Evolution*, 2003, **18**(2): 94-101.
- [ 4 ] Angermeier PL. Ecological attributes of extinction-prone species: Loss of freshwater fishes of Virginia. *Conservation Biology*, 1995, **9**(1): 143-158.
- [ 5 ] Wu Xiaoping. Studies on freshwater Mollusca in mid-lower reaches of Chang Jiang River[Dissertation]. Wuhan: Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, 1998. [吴小平. 长江中下游淡水贝类的研究[学位论文]. 武汉: 中国科学院水生生物研究所, 1998.]
- [ 6 ] Shu Fengyue, Wang Haijun, Pan Baozhu et al. Assessment of species status of mollusca in the mid-lower Yangtze Lakes. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2009, **33**(6): 1051-1058. [舒凤月, 王海军, 潘保柱等. 长江中下游湖泊贝类物种濒危状况评估. 水生生物学报, 2009, 33(6): 1051-1058.]
- [ 7 ] Vaughn CC, Spooner DE. Unionid mussels influence macroinvertebrate assemblage structure in streams. *Journal of the North American Benthological Society*, 2009, **25**(3): 691-700.
- [ 8 ] Pieter W. Parasitism and the Unionacea (Bivalvia). *Biological Reviews*, 1984, **59**(2): 189-207.
- [ 9 ] Zimmerman LL, Neves RJ. Effects of temperature on duration of viability for glochidia of freshwater mussels (Bivalvia: Unionidae). *American Malacological Bulletin*, 2002, **17**(1/2): 31-35.
- [ 10 ] Haag WR, Warren ML. Host fishes and infection strategies of freshwater mussels in large Mobile Basin streams, USA.

- Journal of the North American Benthological Society*, 2003, 22(1): 78-91.
- [11] Moles KR, Layzer JB. Reproductive ecology of *Actinonaias ligamentina* (Bivalvia; Unionidae) in a regulated river. *Journal of the North American Benthological Society*, 2008, 27(1): 212-222.
- [12] Rashleigh B. Nestedness in riverine mussel communities: patterns across sites and fish hosts. *Ecography*, 2008, 31(5): 612-619.
- [13] Shang Yuchang ed. General ecology. Beijing: Peking University Press, 1992: 162-168. [尚玉昌. 普通生态学. 北京: 北京大学出版社, 1992: 162-168.]
- [14] Gotelli NJ. A primer of ecology. Sunderland, MA: Sinauer Associates, 1995.
- [15] Zhang Dayong, Lei Guangchun. Metapopulation dynamics: Theory and applications. *Biodiversity Science*, 1999, 7(2): 81-90. [张大勇, 雷光春. 集合种群动态: 理论与应用. 生物多样性, 1999, 7(2): 81-90.]
- [16] Hui Cang, Li Zizhen, Han Xiaozhuo et al. Theoretical framework of metapopulation and progress in application. *Acta Botanica Boreali-Occidentalis Sinica*, 2004, 24(3): 551-557. [惠苍, 李自珍, 韩晓卓等. 集合种群的理论框架与应用研究进展. 西北植物学报, 2004, 24(3): 551-557.]
- [17] Liu Huiyu, Lin Zhenshan, Wen Teng. Response of metapopulation dynamics to the temporal-spatial heterogeneity of habitat destruction. *Acta Ecologica Sinic*, 2007, 27(9): 3711-3717. [刘会玉, 林振山, 温腾. 集合种群动态对栖息地毁坏时空异质性的响应. 生态学报, 2007, 27(9): 3711-3717.]
- [18] Song Weixin, Zhang Feng, Liu Rongtang. The effect of habitat destruction pattern on the dynamics and persistence of metapopulation. *Acta Ecologica Sinic*, 2009, 29(9): 4815-4819. [宋卫信, 张锋, 刘荣堂. 生境破坏的模式对集合种群动态和续存的影响. 生态学报, 2009, 29(9): 4815-4819.]
- [19] Chen Lingling, Lin Zhenshan, Liang Renjun. Impact of wetland loss on metapopulation with the Allee-like effect and the strategy: A study case of Yancheng in Jiangsu Province. *Acta Ecologica Sinic*, 2007, 27(11): 4506-4515. [陈玲玲, 林振山, 梁仁君. 生境丧失对具有似 Allee 效应集合种群的影响及对策——以江苏盐城为例. 生态学报, 2007, 27(11): 4506-4515.]
- [20] Liu Zhiguang, Zhao Xue, Zhang Fengpan et al. Allee effects of local populations and the synchrony of metapopulation. *Acta Ecologica Sinic*, 2012, 32(1): 1-6. [刘志广, 赵雪, 张丰盘等. 局域种群的 Allee 效应和集合种群的同步性. 生态学报, 2012, 32(1): 1-6.]
- [21] Vaughn CC. Can biogeographic models be used to predict the persistence of mussel populations in rivers? In: Conservation and management of freshwater mussels: Proceedings of a UMRCC Symposium. Rock Island: Upper Mississippi River Conservation Commission, 1993: 117-122.
- [22] Hinck JE, Ingersoll CG, Wang N et al. Spatial and temporal trends of freshwater mussel assemblages in the Meramec River Basin, Missouri, USA. *Journal of Fish & Wildlife Management*, 2012, 3(2): 319-331.
- [23] Strayer DL. Statistical power of presence-absence data to detect population declines. *Conservation Biology*, 1999, 13: 1034-1038.
- [24] Haag WR. Past and future patterns of freshwater mussel extinctions in North America during the Holocene. In: Turvey ST ed. Past and present holocene extinctions. London: Oxford University Press, 2009: 107-128.
- [25] Vaughn CC. Life history traits and abundance can predict local colonization and extinction rates of freshwater mussels. *Freshwater Biology*, 2012, 57(5): 982-992.
- [26] Zhang Xi, Li Shicheng. Bivalves (mollusca) of the Poyang Lake surrounding waters, Jiangxi Province, China, with description of a new species. *Acta Zoologica Sinica*, 1965, 17(3): 309-317. [张玺, 李世成. 鄱阳湖及其周围水域的双壳类包括一新种. 动物学报, 1965, 17(3): 309-317.]
- [27] Liu Yongjiang. Resource status and reproductive traits of freshwater bivalves in the Poyang Lake [Dissertation]. Nanchang: Nanchang University, 2007. [刘勇江. 鄱阳湖淡水双壳类的资源状况及优势种繁殖特性[学位论文]. 南昌: 南昌大学, 2007.]
- [28] Wang Yufeng, Wei Qingshan. On reproductive biology of *Lamprotula caveata*. In: Proceedings of the sixtieth anniversary of the founding of China zoological society. Beijing: Science and Technology Press of China, 1994: 492-495. [王玉凤, 魏青山. 洞穴丽蚌的繁殖生物学. 见: 中国动物学会成立 60 周年纪念论文集. 北京: 中国科学技术出版社, 1994: 492-495.]
- [29] Wang Yufeng, Wei Qingshan. On reproductive biology of *Lamprotula Scripta* Heude. *Journal Huazhong (Central China)*

- Agricultural University*, 1994, **13**(2) : 170-174. [王玉凤, 魏青山. 刻裂丽蚌的繁殖生物学. 华中农业大学学报, 1994, **13**(2) : 170-174.]
- [30] Zhang Genfang, Fang Aiping, Li Jiale. A review in reproductive biology of freshwater mussel (Unionidae). *Journal of Fisheries of China*, 2005, **29**: 560-564. [张根芳, 方爱萍, 李家乐. 淡水蚌类繁殖生物学研究进展. 水产学报, 2005, **29**: 560-564.]
- [31] Wei Qingshan, Fu Caihong. Comparative studies on morphology of the glochidia of six mussel species (Mollusca: Unionidae). *Acta Hydrobiologica Sinica*, 1994, **18**(4) : 303-308. [魏青山, 傅彩红. 珠蚌科六种蚌钩介幼虫形态的比较研究. 水生生物学报, 1994, **18**(4) : 303-308.]
- [32] Wu Xiaoping, Liang Yanling, Wang Hongzhu. A comparative study on glochidial morphology of Unionidae (Bivalvia) I. *Unio douglasiae*, *Cuneopsis pisciulus*, *Acuticosta chinensis* and *Acuticosta ovata*. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 1999, **23**(2) : 141-145. [吴小平, 梁彦龄, 王洪铸. 蚌科钩介幼虫比较形态学研究 I. 四个种幼虫的形态. 水生生物学报, 1999, **23**(2) : 141-145.]
- [33] Yang Xuefen, Gong Shiyuan, Zhang Xunpu et al. The embryonic development of *Lamprotula fibrosa*. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 1999, **23**(4) : 359-362. [杨学芬, 龚世园, 张训蒲等. 绢丝丽蚌胚胎发育的研究. 水生生物学报, 1999, **23**(4) : 359-362.]
- [34] Wei Qingshan, Fu Caihong, Wu Suning. Studies on the development of metamorphosis without parasitism in *Anodonta bigibba* (heude). *J Lake Sci*, 1993, **5**(4) : 345-349. DOI:10.18307/1993.0408. [魏青山, 傅彩红, 吴素宁. 双峰无齿蚌 *Anodonta bigibba*(Heude)非寄生变态发育的研究. 湖泊科学, 1993, **5**(4) : 345-349.]
- [35] Hu Ziqiang. Geographical distribution of endemic species of Chinese freshwater bivalves. *Chinese Journal of Zoology*, 2005, **40** : 80-83. [胡自强. 中国淡水双壳类特有物种的地理分布. 动物学杂志, 2005, **40** : 80-83.]
- [36] Schwall A, Pusch M. Horizontal and vertical movements of unionid mussels in a lowland river. *Journal of the North American Benthological Society*, 2007, **26**(2) : 261-272.
- [37] Smock DLBLA. Distribution, Age Structure, and Movements of the freshwater mussel *Elliptio complanata* (Mollusca: Unionidae) in a Headwater Stream. *Journal of Freshwater Ecology*, 2011, **10** : 255-268.
- [38] Han Yingying. Studies on the substrate selection, movement and biodeposition ability of the freshwater mussels [Dissertation]. Nanchang: Nanchang University, 2012. [韩莹莹. 淡水蚌类底质选择、移动能力及生物沉积能力的研究. 南昌:南昌大学, 2012.]
- [39] Liu Yueying, Zhang Wenzhen, Wang Yaoxian et al eds. Economic Fauna of China—Freshwater Mollusk. Beijing: Science Press, 1979 : 74-75. [刘月英, 张文珍, 王耀先等. 中国经济动物志——淡水软件动物. 北京: 科学出版社, 1979 : 74-75.]
- [40] Wagenmakers EJ, Farrell S. AIC model selection using Akaike weights. *Psychonomic Bulletin & Review*, 2004, **11**(1) : 192-196.
- [41] D'Amico AV, Desjardin A, Chung A et al. Assessment of outcome prediction models for patients with localized prostate carcinoma managed with radical prostatectomy or external beam radiation therapy. *Cancer*, 1998, **82**(10) : 1887-1896.
- [42] Chen Tanghua, Ouyang Shan, Xiong Liufeng et al. Studies on the population structure and reproductive traits of *Unio douglasiae* in Qinglan Lake, Jiangxi province. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2010, **34**(3) : 473-480. [陈堂华, 欧阳珊, 熊六凤等. 江西青岚湖圆顶珠蚌的种群结构与繁殖特征研究. 水生生物学报, 2010, **34**(3) : 473-480.]
- [43] Haag WR, Warren ML. Host fishes and infection strategies of freshwater mussels in large Mobile Basin streams, USA. *Journal of the North American Benthological Society*, 2003, **22**(1) : 78-91.

附表 鄱阳湖淡水蚌类各项指标  
Appendix Index score of freshwater mussels in Lake Poyang

| 种名      | 拉丁名                                | 分布密度 | 和群结构 | 繁殖能力 | 繁殖时期 | 特有情况 | 运动能力 | 经济价值 | 保护现状 | 定居率  | 灭绝率  |
|---------|------------------------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| 绢丝尖丽蚌   | <i>Aculamprotula fibrosa</i>       | 2    | 1    | 3    | 2    | 2    | 3    | 3    | 1    | 0.80 | 0.64 |
| 天津尖丽蚌   | <i>Aculamprotula tienhsinensis</i> | 3    | 3    | 3    | 3    | 2    | 3    | 3    | 3    | 0.33 | 0.90 |
| 失衡尖丽蚌   | <i>Aculamprotula tortuosa</i>      | 3    | 3    | 3    | 3    | 2    | 3    | 3    | 3    | 0.22 | 0.60 |
| 勇士尖嘴蚌   | <i>Acuticosta acuticosta</i>       | 3    | 3    | 3    | 3    | 2    | 2    | 2    | 3    | 0.13 | 0.80 |
| 中国尖嘴蚌   | <i>Acuticosta chinensis</i>        | 2    | 1    | 3    | 2    | 2    | 2    | 2    | 3    | 0.33 | 0.75 |
| 卵形尖嘴蚌   | <i>Acuticosta ovata</i>            | 3    | 3    | 3    | 1    | 2    | 2    | 2    | 3    | 0.50 | 0.50 |
| 三槽尖嘴蚌   | <i>Acuticosta trisulca</i>         | 3    | 3    | 3    | 3    | 2    | 2    | 2    | 3    | 0.00 | 1.00 |
| 帆形无齿蚌   | <i>Anodonta arcuiformis</i>        | 1    | 2    | 3    | 2    | 1    | 1    | 2    | 3    | 0.10 | 0.80 |
| 球形无齿蚌   | <i>Anodonta globosa</i>            | 2    | 3    | 2    | 2    | 1    | 1    | 2    | 3    | 0.75 | 0.40 |
| 背角无齿蚌   | <i>Anodonta woodiana</i>           | 2    | 1    | 1    | 2    | 1    | 1    | 3    | 1    | 0.50 | 0.55 |
| 圆背角无齿蚌  | <i>Anodonta woodiana pacifica</i>  | 2    | 1    | 3    | 3    | 1    | 1    | 3    | 2    | 0.57 | 0.46 |
| 椭圆背角无齿蚌 | <i>Anodonta woodiana elliptica</i> | 2    | 3    | 3    | 3    | 1    | 1    | 3    | 3    | 0.73 | 0.41 |
| 扭蚌      | <i>Arconata lanceolata</i>         | 1    | 1    | 3    | 3    | 2    | 2    | 2    | 3    | 1.00 | 0.67 |
| 褶纹冠蚌    | <i>Cristaria plicata</i>           | 2    | 1    | 3    | 2    | 1    | 2    | 3    | 1    | 0.83 | 0.55 |
| 巨首楔蚌    | <i>Cuneopsis capitata</i>          | 3    | 3    | 3    | 3    | 2    | 2    | 3    | 3    | 0.20 | 0.88 |
| 矛形楔蚌    | <i>Cuneopsis celtiformis</i>       | 3    | 3    | 3    | 3    | 2    | 2    | 3    | 3    | 0.33 | 0.50 |
| 圆头楔蚌    | <i>Cuneopsis heudei</i>            | 2    | 1    | 3    | 3    | 2    | 2    | 2    | 3    | 0.50 | 0.80 |
| 江西楔蚌    | <i>Cuneopsis kiangensis</i>        | 3    | 3    | 3    | 3    | 2    | 2    | 3    | 3    | 0.33 | 0.25 |
| 鱼尾楔蚌    | <i>Cuneopsis pisciculus</i>        | 3    | 1    | 3    | 1    | 2    | 2    | 3    | 3    | 1.00 | 0.83 |
| 微红楔蚌    | <i>Cuneopsis rufescens</i>         | 3    | 3    | 3    | 3    | 2    | 2    | 3    | 3    | 0.00 | 1.00 |
| 三角帆蚌    | <i>Hyriopsis cumingii</i>          | 2    | 3    | 3    | 2    | 2    | 2    | 3    | 1    | 0.60 | 0.70 |
| 巴氏丽蚌    | <i>Lamprotula bazini</i>           | 3    | 3    | 3    | 3    | 2    | 2    | 3    | 3    | 0.00 | 1.00 |
| 洞穴丽蚌    | <i>Lamprotula careatta</i>         | 1    | 1    | 3    | 1    | 2    | 2    | 2    | 3    | 1.00 | 0.83 |
| 青瘤丽蚌    | <i>Lamprotula leai</i>             | 3    | 1    | 2    | 2    | 1    | 3    | 3    | 1    | 0.67 | 0.82 |
| 多瘤丽蚌    | <i>Lamprotula polysticta</i>       | 2    | 3    | 3    | 3    | 2    | 3    | 3    | 3    | 0.13 | 0.80 |
| 猪耳丽蚌    | <i>Lamprotula roachchauri</i>      | 3    | 1    | 3    | 3    | 2    | 3    | 3    | 3    | 1.00 | 0.58 |
| 真柱矛蚌    | <i>Lanceolaria eucylindrica</i>    | 2    | 1    | 3    | 1    | 2    | 2    | 2    | 3    | 0.67 | 0.82 |
| 剑状矛蚌    | <i>Lanceolaria gladiola</i>        | 3    | 3    | 3    | 1    | 1    | 2    | 2    | 3    | 0.29 | 0.81 |
| 短褶矛蚌    | <i>Lanceolaria grayana</i>         | 2    | 2    | 3    | 3    | 1    | 2    | 2    | 3    | 0.88 | 0.56 |
| 三型矛蚌    | <i>Lanceolaria triformis</i>       | 3    | 3    | 3    | 3    | 2    | 2    | 2    | 3    | 0.20 | 0.50 |
| 翼鳞皮蚌    | <i>Lepidodesma algera</i>          | 3    | 3    | 3    | 3    | 2    | 2    | 2    | 3    | 0.09 | 0.50 |
| 高顶鳞皮蚌   | <i>Lepidodesma languilati</i>      | 3    | 3    | 2    | 2    | 2    | 2    | 2    | 3    | 0.50 | 0.80 |
| 偏侧拟齿蚌   | <i>Pseudodon secundus</i>          | 3    | 3    | 3    | 3    | 2    | 2    | 2    | 3    | 0.18 | 0.33 |
| 尖渺蚌     | <i>Pychorhychus phistri</i>        | 3    | 3    | 3    | 3    | 2    | 2    | 2    | 3    | 0.00 | 1.00 |
| 角线裂脊蚌   | <i>Schistodesmus lampreyanus</i>   | 2    | 2    | 3    | 3    | 2    | 2    | 1    | 2    | 0.00 | 1.00 |
| 棘突脊蚌    | <i>Schistodesmus spinosus</i>      | 3    | 3    | 2    | 2    | 1    | 1    | 1    | 3    | 0.60 | 0.70 |
| 橄榄蚌     | <i>Solenia olivacea</i>            | 3    | 3    | 3    | 3    | 2    | 2    | 3    | 1    | 0.30 | 0.80 |
| 圆顶珠蚌    | <i>Unio douglasiae</i>             | 1    | 2    | 1    | 1    | 1    | 1    | 1    | 3    | 1.00 | 0.21 |
| 雕刻珠蚌    | <i>Unio persculpta</i>             | 3    | 3    | 3    | 3    | 2    | 1    | 2    | 3    | 0.00 | 1.00 |