

洞穴鱼类——神秘地下世界的定居者*

赵亚辉¹ Danté B. Fenolio² 张媛媛³

(1 中国科学院动物研究所动物进化与系统学研究中心 北京 100101

2 圣安东尼奥动物园 美国圣安东尼奥 TX78212 3 北京动物园 北京 100044)

摘要 洞穴对于生物来说是一种极端环境,却孕育了一些鲜为人知的特殊生物,洞穴鱼类就是其中的典型代表。依据是否具有洞穴适应特征,洞穴鱼类可分为典型和非典型两大类型。中国是世界上洞穴鱼类物种多样性最丰富的国家,拥有130种有效种,其中有69种为典型洞穴鱼类。受岩溶发育和气候等影响,中国绝大多数洞穴鱼类分布在广西、云南、贵州3个省、自治区。中国的洞穴鱼类面临着严峻的生存威胁,人类经济发展造成的洞穴和地下水环境退化是最主要的威胁因素。

关键词 洞穴鱼类 概念 多样性 分布 威胁

中国图书分类号:Q95 文献标识码:A

洞穴是一种不为大多数人所熟悉的环境,听上去神秘、未知,也因为不熟悉,往往还会让人感到畏惧。洞穴内漆黑一片,寸步难行,时间仿佛凝固了一般。然而,洞穴并不像人们想象得那样死气沉沉,相反,在漫长的历史演变过程中,很多生物在洞穴里定居下来,并且很好地适应了这一特殊环境,在洞穴中呈现出黑暗中的勃勃生机。

1 洞穴——极端的生活环境

洞穴是指岩石上的自然孔道,其直径一般可以允许人类通过,内部基本完全黑暗^[1]。如果根据形成原因、构造特点等,可以将洞穴分为很多不同类型,例如冰川洞穴、火山洞穴、岩溶洞穴等,不一而足^[2]。平时最常见的主要是岩溶洞穴,它是通过水对可溶性岩石的溶蚀、侵蚀等地质作用形成的,因此在很多岩溶洞穴中都可以看到各种形式的地下水,包括地下河、湖、岩溶泉等^[3]。

对于生物而言,洞穴是一种典型的极端生活环境,但这种极端环境对于生命体既有有利的一面,也有不利的一面。黑暗是洞穴最显著的特点。因为无法进行光合作用,植物在此难以生存;对于动物,洞穴内的食物资源也相对匮乏。另一方面,洞穴内的温度基本保持恒定,例如一个复杂洞穴系统内的温度大体与当地的年均温保持一致^[4],同时,天敌较少也为洞穴生物的生存提供了有利

条件。

洞穴所展现出的的是一个与洞外世界既相似又不同的生态系统。这里不但拥有不同类群的生物,而且这些生物发挥着远超人类认知的生态作用^[5]。其多样性远比想象中的丰富,如果按主要类群划分,洞穴生物包括了从细菌到哺乳动物在内的几乎所有门类^[5],较为常见的如钩虾、马陆、蛭、灶马、蜘蛛、虾类(图1,见封四)、蜗牛、鱼类、蝶螈、蝙蝠等。

从某种程度上讲,洞穴如同天然的实验室,浓缩了在黑暗环境压力下生命的演化过程。在所有洞穴生物中,洞穴鱼类与其他地表鱼类在很多方面都表现出明显不同,对洞穴这一特殊生态环境的适应显著地反映在洞穴鱼类身上,它们成为这一极端环境中显耀的定居者。

2 洞穴鱼类的概念和组成

严格意义上说,并非所有在洞穴里出现的鱼类都是洞穴鱼类。一些因为偶然因素(如洪水)进入洞穴或地下水的鱼类,离开洞穴地下水环境,其生命过程不受影响,这些鱼类只是偶入洞穴的鱼类。真正意义上的洞穴鱼类(Cave fish 或 Hypogean fish)则是指那些在自然状态下,其生活史的全部或部分需要在黑暗的洞穴或地下水环境中完成的种类;若脱离这种环境,则其生活史不能自然完

* 基金项目:国家自然科学基金面上项目(NSFC-31471961);美国《国家地理》空气与水保护基金(GEFC15-13)

成^[6]。在长期适应演化的过程中,有些洞穴鱼类形成了一系列洞穴适应性特征(troglo-morphism),这些特征主要表现在2个方向,即退化和特化。退化是在时间尺度上无用器官的消失或功能的削弱,在洞穴鱼类上的表现包括眼的退化甚至最终消失、身体色素褪去、鳞片数目减少等;特化是指某一器官的进一步发展,也包括功能的加强,如触须发达程度、偶鳍延长和感觉(除视觉外)系统的发展^[7,8]。在我国分布的很多洞穴鱼类身上,还能看到在其头背交界处有一个向前伸出的角状结构(图2,见封面),至于该结构在洞穴鱼类生活过程中究竟发挥何种作用,目前尚待进一步探究。

洞穴鱼类可根据是否具有洞穴适应性特征,分为典型洞穴鱼类(Troglobite)(即具有明显洞穴适应性特征的种类,例如叉背金线鲃 *Sinocyclocheilus furcodorsalis*,图2)和非典型洞穴鱼类(Troglophile)(洞穴适应性特征表现不明显,例如狭孔金线鲃 *S. angustiporus*,图3,见封四)。因此在洞穴或地下水环境中出现的鱼类可分为典型洞穴鱼类、非典型洞穴鱼类和偶入洞穴的鱼类3种类型(图4)^[6,9]。



图4 洞穴鱼类的组成与范畴

3 世界洞穴鱼类概况

由于洞穴鱼类尚处在不断被发现的过程中,因此世界洞穴鱼类的总数也在不断更新。截至目前为止,全世界洞穴鱼类总种数至少在350种以上,这些洞穴鱼类基本上都在淡水生活,约占世界淡水鱼类总数的2.5%。其中典型洞穴鱼类超过200种,约占洞穴鱼类总数的60%。鲤形目(Cypriniformes)是拥有典型洞穴鱼类最多的目,约有48%的典型洞穴鱼类来自于鲤形目;其次是鲇形目(Siluriformes),大约占典型洞穴鱼类的33%,即世界上超过80%的典型洞穴鱼类来自于这2个目。

世界上的洞穴鱼类主要分布在北纬40度(多

数在北回归线)到南回归线之间的地带,七大洲中只有南极洲和欧洲未发现洞穴鱼类的分布(图5)^[9,10],共有33个国家分布有洞穴鱼类。对于洞穴鱼类多样性而言,世界上有2个热点分布地区:一个是包括中国西南部、东南亚部分国家的地区,这里分布的洞穴鱼类占世界洞穴鱼类总数的44%左右;另一个则以拉丁美洲为核心,包括北美洲南部和南美洲北部的部分地区,该地区分布的洞穴鱼类约占世界总数的28%。仅这2个地区的洞穴鱼类种数就接近世界洞穴鱼类总数的3/4。



图5 世界洞穴鱼类分布示意图

(分布点图参照 Romero, Paulson^[10])

不同地区的洞穴鱼类构成也不尽相同,各有特点。例如,中国西南部及东南亚地区的洞穴鱼类主要以鲤形目鲤科(Cyprinidae)和爬鳅科(Balitoridae)的种类为主;而另一个热点地区的洞穴鱼类却主要来自鲇形目、鲑鲈目(Percopsiformes)和脂鲤目(Characiformes)等,其中鲇形目种类丰富,以鮰科(Ictaluridae)、油鲇科(Pimelodidae)和毛鼻鲇科(Trichomycteridae)中的洞穴鱼类数量为多。特别要指出的是,隶属于脂鲤目的墨西哥盲脂鲤(*Astyanax mexicanus*)(图6,见封四),目前已成为进化发育生物学研究中的一个重要实验对象,为人类研究动物退化机制等做出了重大贡献。

4 中国的洞穴鱼类

4.1 中国洞穴鱼类的多样性 中国是世界上最早对洞穴鱼类有文字记载的国家^[7],但采用现代科学方法研究和发现洞穴鱼类则起步较晚,到目前仅有30多年的历史。即便如此,我国已发现了大量的洞穴鱼类,截至2015年5月,已记载洞穴鱼类130个有效种,占中国整个淡水鱼类总数的10%左右,因此洞穴鱼类是我国淡水鱼类多样性中极为重要的一个组成部分,我国也因此成为世界上拥有洞穴鱼类最多的国家。在这些洞穴鱼类

中,有53%的种类,即69种为典型洞穴鱼类。典型洞穴鱼类的数量在世界上占据首位,远高于排在第2位拥有32种典型洞穴鱼类的巴西,而且每年都还有新的洞穴鱼类被发现并报道。中国丰富的洞穴鱼类资源,为探索极端环境下生命演化的过程提供了良好的研究材料。

除了物种多样性高之外,中国洞穴鱼类还具有其他一些特点。首先所有的洞穴鱼类都是中国特有种,金线鲃属(*Sinocyclocheilus*)、盲鲃属(*Typhlobarbus*)、原花鲃属(*Protocobitis*)等还是中国的特有属,这些洞穴鱼类对我国的物种保护,具有重要的价值。中国的洞穴鱼类一直处在高度的物种分化过程中,这与其所栖居的极端生活环境和洞穴的高度隔绝作用有直接关系。这一特点直接体现为属内的物种多样性很高,例如金线鲃属鱼类全部为洞穴栖居的种类,全属目前有61个有效物种,是我国鲤科鱼类中最大的一个属。而世界其他地区的洞穴鱼类往往属内种数并不高,例如拉丁美洲地区分布的洞穴鱼类多来自于不同科或属。另外,由于洞穴里的食物非常有限,所以绝大多数洞穴鱼类的种群数量也十分有限,这使得洞穴鱼类极易成为濒危种类。

4.2 中国洞穴鱼类的分布 中国洞穴鱼类资源丰富,与中国岩溶(喀斯特)条件密切相关。中国裸露碳酸盐面积为91万 km^2 ,包括覆盖与埋藏的碳酸盐岩,可溶岩分布面积可达340万 km^2 ,使得中国成为世界上洞穴资源最为丰富的国家,据估算,中国洞穴总数在50万个以上^[11,12]。而且中国的洞穴主要集中在西南部,占全国总数的3/4以上。中国洞穴鱼类的分布也与这种特点相吻合,几乎都分布在我国西南的贵州、云南、广西3个省、自治区^[13],其中更是包括了世界自然遗产——中国南方喀斯特所覆盖的区域。而在我国长江以北,只分布一种有洞穴生活习性的鱼类——多鳞白甲鱼(*Onychostoma macrolepis*) (图7,见封四),它们每年秋季游到洞穴里越冬,来年春季则再从洞穴游到溪流中觅食繁殖。

虽然中国洞穴鱼类的数量众多,但绝大多数种类的分布区却十分狭小。有的种类只分布在特定的洞穴或地下河中,例如无眼金线鲃(*Sinocyclocheilus anophthalmus*) (图8,见封四),目前已知仅生活在云南宜良县麦田河畔的一个溶洞

中。此外,洞穴鱼类同域分布现象在中国也十分普遍,即不同种类的洞穴鱼类(有时是同属内的不同物种)往往可在同一洞穴或地下河中被发现,例如叉背金线鲃(图2)和天峨高原鳅(*Triplophysa tianeensis*) (图9,见封四)即分布在一起,这是中国洞穴鱼类分布的另一个特点,而这一现象在其他国家和地区却并不常见。

4.3 中国洞穴鱼类面临的威胁 很多洞穴鱼类都很脆弱,一旦生活环境受到扰动,极易面临一场浩劫。事实也正是如此,由于中国喀斯特环境正受到人类活动的严重影响,不少洞穴鱼类目前处在极度濒危的状态。威胁洞穴鱼类生存的因素有很多,但主要都是人为因素。开山采石,有时整座山都被移去,其中的洞穴也就随之毁坏殆尽,而且地下河流的连通性也会因此受到破坏。在喀斯特地区修建公路,很多时候也会产生类似的影响。

地下水资源对地表水比较稀缺的云贵高原地区而言,具有重要的经济和社会意义。各种方式对地下水的利用,例如铺设管道、使用抽水机汲水,或是直接在洞里修筑堤坝和沟渠,都会改变原来的洞穴环境,不同程度地影响洞穴鱼类的正常生活。

洞穴和地下河系统看似是另一个世界,但实际上地下水和地表水一样,都处在水循环系统中,都受到人类生产、生活的深刻影响。地表水的污染会随着地上河流(明流)陡然进入地下(伏流)而带入到洞穴中;或是通过渗透作用,直接渗入到地下河中。经常爆发的洪水也会将地面的固体垃圾冲入地下河,从而给洞穴鱼类带来灾难性的影响。

对洞穴鱼类过度捕捞时有发生,虽然规模有限,但洞穴鱼类本身种群数量处在极低水平,这些捕捞活动产生的影响是巨大的。特别是捕捞过程中一些国家明令禁止的捕捞手段,更是雪上加霜。

主要参考文献

- 1 Culver D. C., Pipan T.. The biology of caves and other subterranean habitats. New York: Oxford University Press, 2009.
- 2 White W. B., Culver D. C.. Cave, definition of Encyclopedia of caves. Second Edition. Amsterdam: Academic Press, 2012: 81—85.
- 3 欧阳孝忠.岩溶地质.北京:中国水利水电出版社,2013.
- 4 Simon K. S.. Cave ecosystems. Encyclopedia of caves. Second Edition. Amsterdam: Academic Press, 2012:99—102.
- 5 Romero A.. Cave biology, Life in darkness. Cambridge: Cambridge University Press, 2009.

雾霾对农作物的影响

曹洪玉 颜忠诚*

(首都师范大学生命科学学院 北京 100048)

摘要 农作物产量往往随着农业气候要素的变化而发生波动,雾霾天气的频繁出现,对农作物的生长发育及产量造成严重影响。介绍了雾霾天气的形成及来源;总结了雾霾对农作物的影响途径,特别对雾霾影响农作物的光合作用进行了阐述,进一步分析雾霾对农作物产生的危害。

关键词 雾霾 农作物 光合作用

中国图书分类号:Q1 文献标识码:A

近年来,由于大气污染物的排放总量不断增加,导致环境空气质量下降,空气污染日益严重,雾霾天气频繁出现。雾霾是雾和霾的统称,不少地区的天气预警预报已将雾并入霾共同作为灾害性天气现象,统称为“雾霾天气”。除雾霾天气中的污染颗粒物浓度突然过高,对农作物造成急性危害的个别情况外,长期低浓度雾霾天气对农作物的危害并不属于明显症状,以致经常被忽视。虽然农作物的叶片具有滞尘作用,可以阻滞和吸收雾霾中的颗粒物,但当雾霾天气中的污染物远远超出农作物的承载力时,过多的粉尘就会对农作物的生长及产量产生影响。目前这方面还缺乏系统研究,尤其是关于雾霾天气中的污染物对农作物产生影响的机理研究。

1 雾霾天气的形成

雾和霾都会降低能见度进而导致灾害性天气的出现,但是雾和霾的组成和形成过程却有很大区别。雾是由大气气溶胶中除降水粒子以外,能够浮游在空中的大量微小水滴或冰晶组成,主要受

空气温度和水汽条件所制约。而霾是由大气气溶胶中的非水成物,排除了云雾降水粒子组成的。雾霾是雾和霾的统称,不少地区的预警预报已将雾并入霾共同作为灾害性天气现象,统称为“雾霾天气”。雾霾天气能使大气浑浊,视野模糊并导致能见度恶化。空气中悬浮的大量污染颗粒物和不利气象条件是雾霾形成的主要原因^[1]。

1.1 雾霾颗粒物的来源 通过研究,雾霾天气中的污染颗粒物主要来自于自然现象和人类活动。在自然现象中,雾霾主要是由散布着的尘土、扬沙、海盐、火山灰、沙尘暴等引起的。当前雾霾最主要的来源是人类活动排放的污染物,人类活动排放源主要包括:工业生产排放的废气;汽车(尤其是使用柴油的大型车)排放的尾气;垃圾焚烧产生的废气;建筑工地和道路交通产生的扬尘;冬季烧煤供暖所产生的废气等。一旦人类排放的污染物超过大气循环能力和承载能力,污染物颗粒物的浓度就会持续升高,此时若出现明显的静风现象和逆温现象,极易出现大范围的雾霾天气^[2]。

- 6 赵亚辉,张春光.洞穴鱼类:概念、多样性及研究进展.生物多样性,2006,14(5):451—460.
- 7 Zhao Y., Gozlan R. E., Zhang C.. Out of sight out of mind: current knowledge of Chinese cave fishes. *Journal of Fish Biology*, 2011,79:1545—1562.
- 8 Ma L., Zhao Y.. *Cavefish of China*. *Encyclopedia of Caves*. Amsterdam:Academic Press, 2012:107—125.
- 9 赵亚辉,张春光.中国特有金钱鲃属鱼类——物种多样性、洞穴适应、系统演化和动物地理.北京:科学出版社,2009.

- 10 Romero A., Paulson K. M.. It's a Wonderful Hypogean Life: A Guide to the Troglomorphic Fishes of the World. *Environmental Biology of Fishes*, 2001,62:13—41.
- 11 陈伟海.洞穴研究进展综述.地质评论,2006,52(6):783—792.
- 12 张远海,朱德浩.中国大型岩溶洞穴空间分布及演变规律.桂林理工大学学报,2012,32(1):20—28.
- 13 Romero A., Zhao Y., Chen X.. The hypogean fishes of China. *Environmental Biology of Fishes*, 2009,86:211—278.

(E-mail:zhaoyh@ioz.ac.cn)



图 1 洞穴盲虾



图 3 狭孔金线鲃

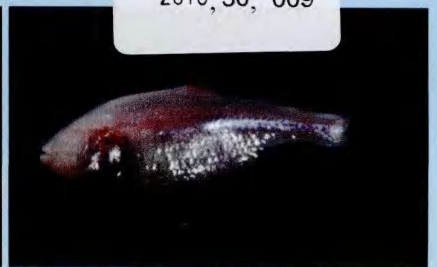


图 6 墨西哥盲脂鲤



图 7 多鳞白甲鱼

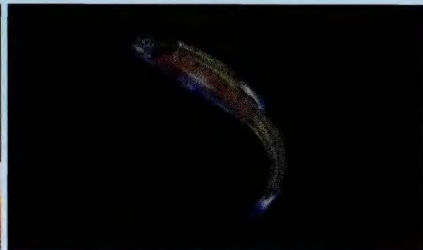


图 8 无眼金线鲃



图 6 天峨高原鳅

“洞穴鱼类——神秘地下世界的定居者”一文附图



图 1 邓氏鱼化石^[6]及复原图(复原图赵闯绘) 图 2 副云南鱼化石^[8]及复原图(复原图 Brian Choo 绘)
图 3 阿滕伯勒氏鲃鱼分婉复原图^[9] 图 4 胴甲鱼类一种, 沟鳞鱼化石(来源于化石网) 图 5 瓣甲鱼类化石及复原图(来源于化石网) 图 6 小肢鱼交配复原图^[10]

“一个绝灭的古鱼类类群——盾皮鱼类”一文附图