

淡水生态系统中的 TOP-DOWN 效应 与生物多样性保护*

刘焕章 陈宜瑜

(中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072)

摘要 淡水生态系统中高营养级类群可以对低营养级类群产生强烈的影响, 最终导致整个生态环境的改变, 这一现象被称作下行(top-down)效应。本文对 top-down 的含义特别是鱼类所产生 top-down 效应的结果进行了阐述, 提出了 top-down 效应还表现在当原来生态系统中的高营养级类群缺少时, 也会造成生态系统结构与功能发生变化的观点。最后, 根据淡水生态系统 top-down 效应的特点, 认为在淡水生态系统的生物多样性保护中, 应注意高营养级类群的保护和谨慎地对待引种问题。

关键词 淡水生态系统, TOP-DOWN 效应, 生物多样性保护

The top-down effect and biodiversity conservation in freshwater ecosystem/Liu Huanzhang, Chen Yiyu// CHINESE BIODIVERSITY. —1996, 4(2): 109~113

In freshwater ecosystems, higher trophic level group may influence lower trophic levels strongly, leading to a change of the whole environment, which is called top-down effect. The top-down effects in freshwater ecosystems especially that of fish and their consequences were analyzed in the present paper, and it was suggested that the lack of high trophic level group which existed before can also make top-down effect. Top-down effect is the most important characteristic of freshwater ecosystem. While dealing with biodiversity conservation in freshwater ecosystem, much attention should be paid to conservation of high trophic level group and cautious to introduction of extra species.

Author's address Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072

Key words top-down effect, biodiversity conservation, freshwater ecosystem

随着工业化水平的提高, 人类对自然的干预能力越来越大, 对生物多样性的破坏也日益加剧。研究生物多样性的成因、变动规律, 提出保护性的措施已是当务之急。淡水生态系统在这一点上显得更加突出。经过长期地质时间的进化, 不同地区的淡水生态系统各具特色。同其它类型的生态系统相比, 受地域的限制, 淡水生态系统具有更高的封闭性。其中的物种迁入、迁出都很困难, 相互之间交流少, 使得淡水生态系统更容易受人为干扰的影响, 而且遭破坏后较难恢复, 淡水生态系统比其它类型的生态系统更脆弱。因此, 对淡水生物资源的开发利用更应注意生物多样性的保护, 特别是要结合淡水生态系统结果与功能的特点来进行。

一般研究生态系统结构与功能是从理化因子→浮游植物→浮游动物→鱼类的次序进行, 较少从反方向来考虑。事实证明, 在淡水生态系统中高营养级类群对低营养级类群的影响而最终导致整个生态环境的改变, 其作用是十分显著的。这种作用被称作 top-down(下行)效应^[1]。它充分反映了淡水生态系统的特点, 并对水生生态系统中生物多样性的保护具有一定的指导意义。

1 top-down 效应的含义

淡水生态学的研究目的很大程度上是为了开发水体生产力,为人类提供有益的水产品。按这一思路,人们自然会考虑理化因子对水体初级生产力的影响、食物的限制对鱼产量的影响,等等。顺着生态金字塔的方向对生态系统的结构与功能进行研究,这种低营养级类群对高营养级类群的限制被称作 bottom-up(上行)效应。从五、六十年代开始,有的湖沼学家注意到水生生态系统中不仅低营养级类群对高营养级类群者有限制作用,高营养级类群对低营养级类群也具有控制作用。七十年代,一些研究者对水生生态系统中顶级群落对生态系统结构与功能的影响进行了研究。八十年代以来,更多的研究例子被发表,并明确提出了 top-down 效应的概念。

从广义上讲, top-down 效应是和 bottom-up 效应相对应的,指的是逆着生态金字塔的方向,高营养级类群通过对低营养级类群的控制而对整个生态系统的结构与功能产生影响。高营养级类群不仅可能是鱼类,也有可能是大型浮游动物,或两栖类、爬行类、哺乳类等等。但是,关于 top-down 效应研究得最多的是鱼类。Northcote 对内陆水体鱼类 top-down 效应的类型、作用机制及结果进行了归纳(表 1)^[1]。

表 1 内陆水体鱼类的一些 top-down 效应及其结果(引自 Northcote, 1988)

Talbe 1 Potential top-down effects of fish on inland waters and their consequences (from Northcote, 1988)

过程	被影响的湖沼学因子	机制与结果
直接摄食	透明度	1)寻找食物时搅动底质降低透明度 2)加强对浮游生物的摄食可能增加透明度,但相反的效应亦有证明,取决于藻类的大小和施肥效应的范围
	营养元素释放	1)寻找底栖食物时增加泥、水间营养物质交换 2)摄食着生植物,加快营养物质循环
	浮游植物	1)同透明度 2) 2)高强度摄食常增加产量
	周丛生物 大型植物	1)湖泊、溪流中强烈取食物影响生物量变化 1)同周丛生物
	浮游动物	1)强烈的取食效应产生丰度变化 2)有时增加产量
	底栖动物	1)强烈的取食效应产生丰度变化,湖泊、溪流中常见,但并非总如此 2)因鱼类的摄食而在分布与大小上产生显著的季节性变化 3)湖泊中产量常增加,但溪流中不会
选择性摄食	浮游植物	1)藻类大小与种类组成在丰度上的相对变化
	浮游动物	1)物种相对丰度的移动降低藻类摄食效率和水体透明度 2)产卵数和时间的变化
	底栖动物	1)湖泊与溪流中对大个体类型的最大强度的摄食,影响了它们的活动形式、繁殖行为以及活动场所的选择
排泄	营养元素释放	1)向小个体的移动增加了营养元素释放 1)液体排泄可能提供快速的营养元素释放 2)排粪可能提供较慢的需重新矿化的营养元素 3)表皮粘液通过胶合作用增加藻类的铁
分解	营养元素释放	1)尸体的分解提供较快的营养元素释放
伴随排泄与分解的洄游	营养元素释放	1)排泄物或分解产物从高营养区向低营养地区转运(海洋到内陆、溪流下游到上游,湖泊沉积)

* 周丛生物指浸没在水中基质上生活的所有生物,包括微生物、藻类、无脊椎动物、鱼卵和鱼苗等

Periphyton refers to organisms that live attached to underwater surface including micro-organisms, algae, invertebrata, fish eggs and fry etc.

从表中所列的情况可以看出,鱼类所产生的 Top-down 效应所涉及的面很广,从水体的理化特征到其它生物的组成、分布、丰度、生物量的变化等等,对水生态系统结构与功能的许多方面产生影响。正因为如此,Northcote 未能在表中罗列出所有的效应的例子。例如,对大型植物的摄食就不仅仅是对生物量的影响。在武汉东湖,由于大量投放草鱼(*Ctenopharyngodon idellus*),导致水生植物群落严重破坏,也造成了附着于水草的底栖动物和产卵于草上的鱼类等类群的种类减少,特别是水草消失后,浮游植物过度繁殖形成水华,污染水质和空气,使得游泳场关闭、网箱养鱼死亡,环境遭到严重破坏^[2]。

2 有关 top-down 效应的研究

尽管 top-down 效应可以有多方面的影响,但影响最大、研究得最多的是不正确的引种所造成的不良后果。例如大肚鲱(alewife)引入美国 Connecticut 湖中对浮游动物丰度的影响,尼罗鲈鱼(Nile perch)引入非洲多利亞湖对当地罗非鱼的毁灭性影响等等^[3]。由于不正确的引种不仅造成了整个生态系统结构与功能的变化,也对人类的活动造成了许多不良的影响。巴拿马 Gatun 湖中肉食性丽鱼(*Cichla ocellaris*)的引入也是一例。

由于一次大雨,引起池水漫延,养殖的丽鱼被扩散到 Gatun 湖中。在随后的几年中,丽鱼在湖中扩散,并大量捕食湖中原有的土著种类。在丽鱼引入之前,该湖中食物网关系复杂,有 14 种鱼类,其中 12 种数量较多。丽鱼引入破坏了原来的生态系统结构(图 1):首先,由于丽鱼对其它鱼类的摄食,降低了许多种鱼类的种群数量,包括一个关键种淡水银汉鱼(*Melaniris chagresi*),其它 3 种肉食鱼类的食物,尽管仍有数种鱼存在,但只有丽鱼和丽体鱼(*Cichlasoma*)数量较多;其次,丽鱼吃掉了从前以丽体鱼鱼苗为食的种类,丽体鱼的数量迅速增加,淡水银汉鱼是以枝角类为食的,以前大量淡水银汉鱼的存在,枝角类为适应高的摄食压力而有普通型和有角质型两种,丽鱼吃掉淡水银汉鱼后,枝角类的压力减轻,有角质型消失;再其次,对北梭鱼和黑燕鸥的影响,北梭鱼是以淡水银汉鱼为食的,黑燕鸥则捕食由于北梭鱼攻击而跑到水面来的淡水银汉鱼,引入丽鱼后,北梭鱼和黑燕鸥都消失了;最后,由于丽鱼的引入,蚊子的数量增加了,产生的影响是在丽鱼引入之前,有 95% 的疟疾患者携带间日疟原虫,5% 的患者携带恶性疟原虫。丽鱼引入后,有 60% 以上的疟疾患者携带恶性疟原虫。此外,其它两个疟疾爆发区也在丽鱼分布区的附近。虽然疟疾与丽鱼引入之间的关系不能肯定,但它作为丽鱼引入的负效应是值得重视的^[4]。

在我国也有许多由于不恰当引种而造成水生态系统结构与功能破坏的例子,如昆明滇池的引种。自 1958 年以来,滇池引入外来鱼类共 29 种。这些外来种的引入,使得滇池原有的 23 个土著种中的 16 种濒临灭绝或已经灭绝,包括仅发现于滇池的多鳞白鱼、金线鲃指名亚种等;一些有特色的、曾经是优势种的经济种类明显减少,成为稀有种,如云南鲃、银白鱼等;而一些经济价值不大的小型鱼类如麦穗鱼等数量增加,形成庞大的种群。这些变化破坏了滇池原有的生态系统特色,既影响了渔业生产,又影响了环境^[5]。又如河鲈引入新疆南部的博斯腾湖后,使得该湖特有的名贵鱼类新疆大头鱼和原湖中的鲤鱼等鱼类绝迹^[6]。

对东湖进行的围隔实验表明,摄食浮游生物的鲢、鳙鱼对浮游生物的动态有强烈的控制作用,使得浮游动物向小型化方向发展、浮游植物形成的水华消失^[7]。

除上述所讲某一物种存在或引入会产生各种生态效应外,我们认为 top-down 效应还有另一层含义,即生态系统中缺乏某一物种时,也会产生相应的负效应。例如,由于江湖阻隔,切断了鱼类的洄游路径,造成湖泊中生物多样性的减少,也会引起生态系统结构与功能的变化。较

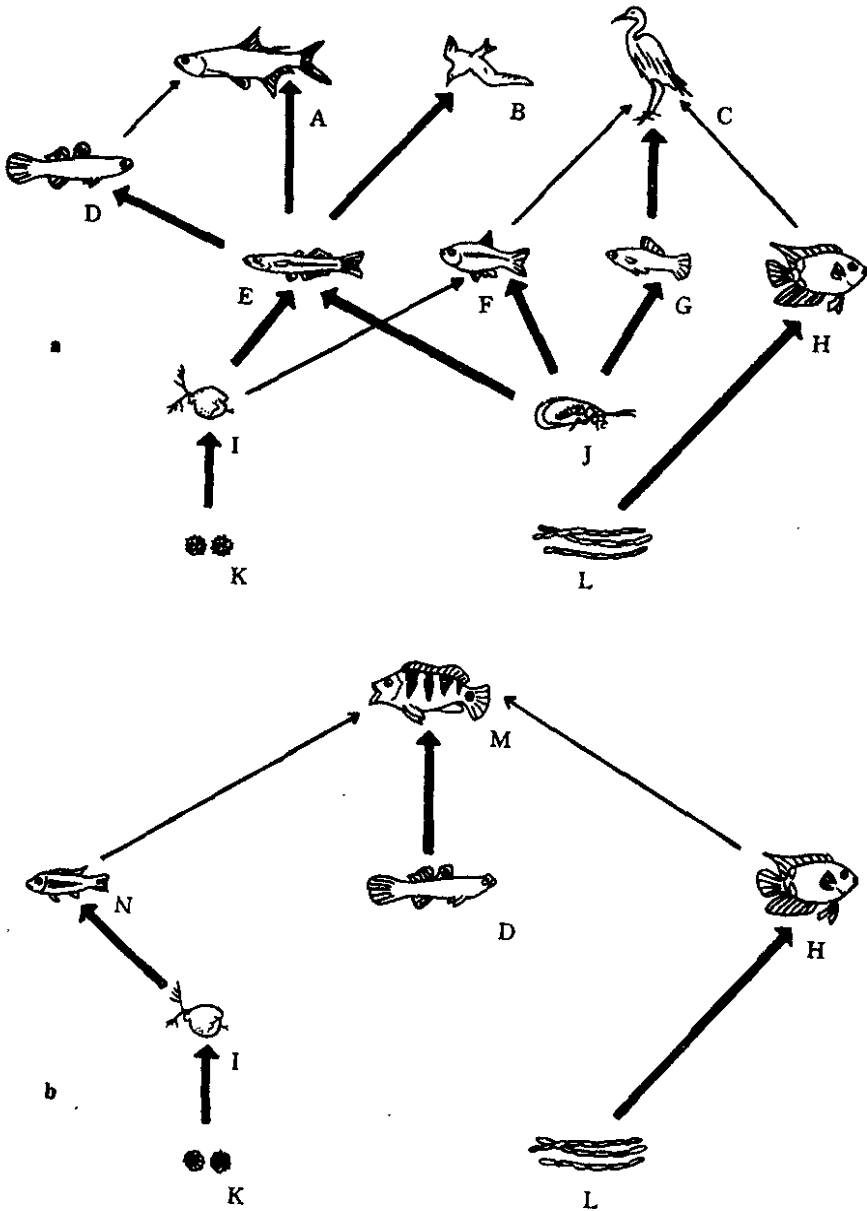


图1 引入丽鱼前(a)、后(b)Gatun湖中食物网的变化

Fig. 1 Food webs of Gatun Lake (a) in the absence of *Cichla* and (b) with *Cichla* present

粗线表示重要的捕食与被食关系,细线表示次要的关系,其中:A,北梭鱼;B,黑燕鸥;C,鹭鸶和翠鸟;D,虎塘鳢;E,淡水银汉鱼;F,脂鲤类;G,花将;H,丽体鱼;I,浮游动物;J,陆生昆虫;K,小型浮游植物;L,丝状绿藻;M,成体丽鱼;N,幼体丽鱼(引自 Zaret & Paine 1973)

A, *Tarpon atlanticus*; B, *Chlidonias niger*; C, herons and kingfisher; D, *Gobiomorus dormitor*; E, *Melaniris chagresi*; F, several characinid fish species; G, several poeciliid fish species; H, *Cichlasoma maculicauda*; I, zooplankton; J, terrestrial insects; K, nanophytoplankton; L, filamentous green algae; M, adult *Cichla ocellaris*; N, young *Cichla ocellaris* (From Zaret & Paine 1973)

明显的例子是洪湖的沼泽化。洪湖是长江中游的一个洼地壅塞湖,具有长江中、下游浅水湖泊的一般演化模式:湖泊—沼泽—湖泊—沼泽的变迁。在近代由于人为的开发利用,加剧了洪湖的沼泽化过程,特别是江湖阻隔以后,这一过程更加明显。其中一个重要的原因是:江湖阻隔前,在长江中繁殖的草鱼的鱼苗能进入湖中摄食水草,降低生物沉积;江湖阻隔后,湖中草鱼绝

迹,水草大量繁生,死后形成生物沉积,加速了湖泊沼泽化的进程^[8]。

3 top-down 效应对生物多样性保护的启示

尽管在其它类型的生态系统中也存在高营养级类群对低营养级类群的控制作用,但淡水生态系统中的这种 top-down 效应表现得更为突出。因此,对于淡水生态系统来说,从开发生产力的角度看,要注重的是 bottom-up 效应。从资源的持续利用和生物多样性保护的角度看,更应该注意水生态系统中的 top-down 效应。并且,在生物多样性的保护活动中,它至少给予我们两点启示。第一,要注意对水生态系统中高营养级类群的保护,因为在生物多样性的维系、水生态系统结构与功能的保护方面,它们往往起着关键性作用。第二,在引种时要特别小心,应全面考虑引种后带来的生态影响,既要考虑与土著种的竞争作用,注意对土著种类的保护,又要考虑所引种类将产生的 top-down 效应,这种效应有可能会改变整个生态系统的结构与功能。

参 考 文 献

- 1 Northcote T G. Fish in the structure and function of freshwater ecosystems: a "top-down" view. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1988, **45**:361~379
- 2 陈洪达. 放养草鱼对东湖生态系统的影响. 刘建康主编, 东湖生态学研究, 北京: 科学出版社, 1990, 388~394
- 3 Baskin Y. Africa's troubled waters: fish introductions and a changing physical profile muddy Lake Victoria's future. *BioScience*, 1992, **42**:476~481
- 4 Zaret T M, R F Paine. Species introduction in a tropical lake. *Science*, 1973, **182**:449~455
- 5 何纪昌, 刘振华. 从滇池鱼类区系变化论滇池鱼类数量变动及其原因. 云南大学学报, 1985, 7(增刊): 29~36
- 6 陈宜瑜. 淡水生态系统中的若干生物多样性问题. 生物科学信息, 1990, **2**(5):197~200
- 7 杨宇峰, 黄祥飞. 鲢、鳙对浮游动物群落结构的影响. 湖泊科学, 1992, **4**(3):78~86
- 8 中国科学院水生生物研究所洪湖课题组. 洪湖水体生物生产力综合开发及湖泊生态环境优化研究. 北京: 科学出版社, 1991