

缀块性和缀块动态: I. 概念与机制

邬建国 李百炼 伍业钢

R14

Patchiness and Patch Dynamics: I. Concepts and Mechanisms. Wu Jianguo (Cornell University, USA), Li Bailian (Texas A & M University, USA), Wu Yegang (Oak Ridge National Laboratory, USA): *Chinese Journal of Ecology*, 11(4), 1992, pp. 41-45.

With enormously increasing awareness and research emphasis on spatial heterogeneity, the study of patchiness and patch dynamics has become a major theme in both aquatic and terrestrial ecology. Patch dynamics represents not only a field of study, but a new emerging ecological paradigm as well. It represents a view that emphasizes spatial and temporal heterogeneity, non-equilibrium properties, hierarchical structure, and scale-dependence of ecological systems. A great challenge for ecologists is to relate spatial patterns to ecological processes and vice versa. Understanding the mechanisms of patchiness and patch dynamics provides a basis for achieving the above goal. This paper introduces basic concepts in patch dynamics, presents a conceptual framework for causes and mechanisms of patchiness, and develops some general aspects of patch dynamics based on hierarchy theory.

Key words: patch, patchiness, patch dynamics, patch hierarchy, causes, mechanisms.

缀块性 (patchiness) 是自然界中最为普遍的现象之一, 它存在于各种生态学系统的每一时空尺度上。森林、农田、草地、湖泊等生态系统, 通常构成景观缀块 (landscape patches), 每一景观缀块内部又具有大小、持续时间以及内容都不同的各种缀块。在不同时间、空间尺度上, 海洋的物理特征也具有明显的缀块性^[1,6,19]。海洋中生物学特征的缀块性早就成为研究对象之一^[7,18]。

缀块性 是任何生态学系统的基本属性之一。许多空间格局 (spatial pattern) 和生态学过程是由相应的缀块性和缀块动态来决定的。近年来, 缀块性、缀块动态以及空间格局引起了生态学家的重视, 理论和实际研究工作正在迅速展开^[2,4-6,8-10,14,18,17,20-23]。十年来, 缀块动态观点逐渐发展成为一个新的生态学范式^[2,21-23]。

缀块性概念强调生物和非生物实体在空间上的分布格局及其变化, 同时认识到时间维和

空间维的相互作用以及时间维对空间缀块性产生的重要性。缀块动态观点强调生态系统的空间异质性、非平衡性、等级结构以及尺度依赖性 (scale-dependence)。显然, 缀块性概念与空间异质性概念密切相关, 这些概念和观点反映了目前生态学思想、理论以及实际研究工作的新动向、新变革^[1,2,11]。

纵观生态学发展的历史, 有两个较为明显的问题存在已久。第一, 由于时间、空间和研究设备与资源的限制, 以及缺乏对自然界异质性和等级结构特征的认识, 生态学研究大多是在单一时空尺度上进行的 (且主要是在小尺度上)^[10]。这一问题是生态学中许多概念和理论方面争议 (如种群密度有关与无关控制学

作者简介: 邬建国, 现在美国康奈尔大学生态学与系统学系做博士后研究工作。

李百炼, 现在美国得克萨斯州农工大学做博士后研究工作。

伍业钢, 现在美国橡树岭国家实验室环境科学部做博士后研究工作。

说,生态演替的各种理论与假说)的重要根源之一。第二,生态学期长期缺乏跨领域交流与协作。理论生态学与应用生态学,植物生态学与动物生态学,野外生态学与实验生态学,等等,本来是内在密切联系的学科分支,却表现出鸿沟不可逾越或鸿沟不“愿”逾越的情形。至于海洋生态学与陆地生态学之间的交流更为稀少^[15]。由于生态学研究对象繁杂,内容广泛,横向交叉性强,再加上许多概念和假说难以或全然无法付诸实际检验,比较研究应该成为该学科极为重要的途径之一。

1989年3月,著名海洋学家 John H. Steele 在美国新墨西哥州组织召开了题为“海洋与陆地生态系统比较”的研讨会。陆地、水生、海洋等不同领域的生态学家踊跃相聚,共同探讨了这些不同学科中研究对象及其方法之间的异同^[16,18]。在这次会议的基础上,1991年6月23日至7月19日,美国生态学会主席 Simon A. Levin, Thomas Powell 和 John H. Steele 一起在康奈尔大学组织了“陆地、海洋和淡水生态系统缀块动态”研讨班。这些分别来自美国、加拿大、中国、西班牙、巴西、智利等国家的生态学者,从事不同领域的教学和科研工作。为期四周的研讨较为广泛而系统地讨论了目前生态学中的一些重要论题,如缀块性、缀块动态、尺度、空间格局以及它们在海洋与陆地生态系统中所表现出的异同。这次研讨会的内容可以概括为以下三个方面:缀块动态的概念与机制,缀块性的定量描述与分析,缀块性的生态与进化效应。我们感到很有必要把以上三个方面的内容向国内同行作一扼要介绍,并根据我们自己的认识和理解对此加以评价。我们拟用三篇文章逐次讨论,本文集中阐述缀块动态的有关概念与机制。

一、关于缀块动态的一些基本概念

1. 什么是缀块?

由于所研究的对象、目的以及方法不同,生态学家对缀块的定义亦不同。为了便于了解这一概念的发展,现列举以下较有代表性的不

同缀块定义。

(1) Levin和Paine(1974): 缀块是“一个在均质参照背景中具有边界的连续体的非连续性”。

(2) Wiens(1976): 缀块是“一块与周围环境在性质上或外观上不同的表面积”。

(3) Roughgarden(1977): 缀块是“环境中生物或资源多度(abundance)较高的部分”。

(4) Pickett White (1985): “缀块意味着相对离散的空间格局”; 缀块在大小、内部均质性以及离散程度方面是不同的。

(5) Forman和Godron (1981,1986): 缀块是“强调‘小面积’的空间概念”; 同时是构成景观的基本结构和功能单元。

(6) Pringle等(1988): 缀块是“由所研究的生物和研究问题而决定的空间单位”。

(7) Kotliar 和 Wiens(1990): 缀块是“与周围环境不同的表面积”。

(8) Antolin和Addicott (1991): 缀块是“资源的任何分割或异质性”。

以上诸定义是分别针对某些具体生态学系统或具体研究目的的,但缺乏普遍性和概括性,因此,我们倾向于把缀块一般地定义如下:

缀块是依赖于尺度的,与周围环境(基底)在性质上或者外观上不同的空间实体;自然界的缀块都是三维的,但人们所感观或定义的缀块则可以是一维、二维或三维的。

人们通常强调缀块的空间非连续性和内部均质性^[10,11],但缀块在大小、几何形状、内容、异质性及边界特征〔如非连续程度、通透性、分维性(fractal dimensionality)〕诸方面常表现出很大差异。将缀块定义为一种可以直接感观的空间实体便于实际测量,从而有利于跨系统比较研究。

2. 空间异质性与缀块性

(1) 缀块性: 缀块的空间格局及其变异,通常表现在缀块大小、内容、密度、多样性、排列状况、结构和边界特征等方面。资源分布的缀块性与生物分布的缀块性常常是交织

在一起的。

(2) 对比度(contrast): 缀块之间以及缀块与其基底之间的差异程度^[6,9]。

(3) 空间异质性(spatial heterogeneity): 通过缀块性、对比度以及梯度变化所表现出来的空间变异性。因此空间异质性是较缀块性更为广义的一个概念^[9]。

3. 生物反应的缀块性(organism-sensed patchiness)

生物所感观的, 并有相应实际反应的缀块性可能与人们所感观的迥然不同。不同物种或同一物种的不同个体可能对同一缀块环境有不同的反应。下面的两个概念有助于理解和研究生物对缀块性的反应。

(1) 最小缀块性尺度(the smallest patchiness scale): 生物个体能够反应出的环境缀块性的最小空间尺度。这一概念与Kotliar和Wiens(1990)所指的“颗粒”(grain)完全相同。这里, 我们采用最小缀块性尺度一词以避免使用纹理一词时可能造成的词意混淆。

(2) 最大缀块性尺度(the largest patchiness scale): 生物个体能够反应出的环境缀块性的最大空间尺度。它与Kotliar和Wiens(1990)所指的“幅度”(extent)意义等同。

二、缀块动态及其机制浅析

缀块动态一词包涵三种意义: ①指缀块内部变化和缀块间相互作用导致的空间格局及其变异随时间的变化; ②指研究缀块的空间格局及其形成、演化与消亡的机制和后果的学术领域, 即缀块动力学或缀块动态学(patch dynamics); ③指一种正在形成的新的生态学概念范式(paradigm), 它强调时空异质性, 非平衡特征, 以及等级结构特征^[11]。缀块动态范式强调空间格局与生态过程在不同尺度上的耦联, 提供了促进陆地生态学与海洋生态学以及微观生态学与宏观生态学相结合的概念构架。

产生缀块性的原因和机制, 是一个极为复杂的问题, 尚无任何文献系统地加以论述。在此, 我们将在综合前人工作的基础上提出一个

描述和探究缀块动态原因和机制的概念模式。原因是指产生或引起缀块性的物理或生物因素。缀块性原因可大致分为物理的和生物的, 或内部的和外源的。机制(mechanism)是指一组具有内在联系的原因及其相互关系, 通常以文字、图形或数学公式来表达, 以说明在某一尺度或多重尺度上缀块动态的过程。

Hutchinson(1953)将格局定义为“由生物在环境中的分布或生物与环境相互作用而产生的结构”。他简单地列举了五种空间格局形式: ①由外营力(如光、温度、湿度、洋流、风)产生的矢量格局或有向格局(vectorial pattern); ②由繁殖因素(如遗传连续性, 子代的近母分布)所产生的繁殖格局(reproductive pattern); ③由社会行为因素所引起的社会行为格局(social pattern); ④由生物相互作用(如竞争、捕食)所产生的相互作用格局(coactive pattern); 以及⑤由随机因素引起的随机格局(stochastic pattern)。Hutchinson的上述论述对理解缀块性原因和机制有一定启发作用, 但他所指的格局与这里谈及的缀块性是有区别的。

Wiens(1976)较为深入地讨论了环境缀块性以及种群的不同反应。他归纳了五类缀块性原因: ①局部性随机干扰(如火、土壤侵蚀、风倒); ②捕食作用; ③选择性草食作用; ④植被的空间格局; 和⑤以上诸类的不同组合。Wiens进一步指出, 植被的空间格局可由气候条件、土壤条件、生物相互作用等因素决定。Roughgarden(1977)曾列举了五种缀块性机制: ①资源分布; ②生物聚集行为; ③竞争; ④反应-扩散过程; 以及⑤繁殖体或个体散布(dispersal)。Forman和Godron(1981, 1986)从景观生态学角度把缀块分为五类, 并认为其分别代表着五类机制。即①点干扰缀块(spot disturbance patches); ②残留缀块(remnant patches); ③环境资源缀块; ④人为引进缀块(introduced patches); 和⑤暂时性缀块(ephemeral patches)。这五种机制实际上可以归并为三类, 即①自然干扰; ②人类

干扰和③环境的时空异质性。

基于以上信息,我们提出以下缀块性原因与机制概念模式(见图1)。自然界的缀块性可分为物理缀块性(或非生物的环境缀块性)和生物缀块性。在大多数情形这二者是交织在一起的。生物缀块性可进一步分为生产者水平缀块性或消费者水平缀块性。产生这些缀块性的原因和机制有共同之点,亦有不同之处。所有的原因和机制可以根据其时间和空间尺度组成等级结构。

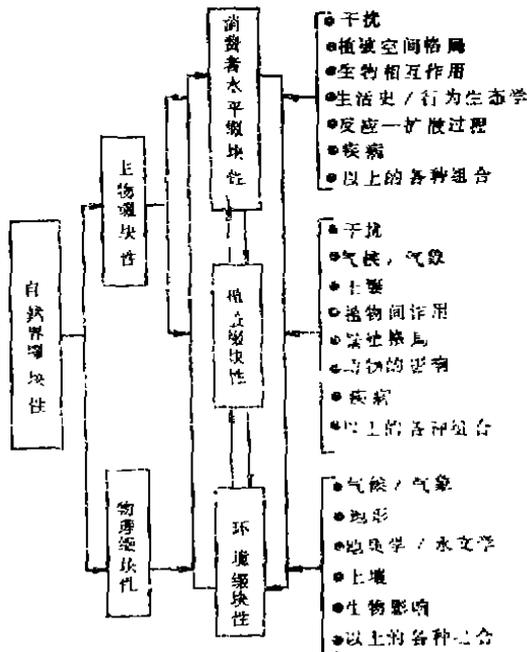


图1 缀块性及其原因与机制的概念构架简图
Fig.1 Conceptual framework of patchiness and its causes and mechanisms

三、缀块及缀块动态的若干基本特点

1. 缀块的可感观特征

缀块的可感观特征包括大小、形状、内容、持续时间以及结构和边界特征。一片森林,一个湖泊,一块农田都可以是某一特定景观中的缀块,而林窗、地鼠穴或浮游植物种群聚集体则是不同群落内部的缀块。这些缀块在可感观特征方面的差异是易见的。缀块边界是由对比度和缀块间过渡带特征决定的。

2. 缀块的内部结构

缀块的内部结构具有明显的时空等级性,

大尺度上的缀块是小尺度上缀块的镶嵌体。在全球尺度上,整个地球可以视为由海洋、陆地和岛屿组成的“缀块”,而它们又由更小的缀块(如生物群落)组成。缀块性在陆地、海洋系统的各个时空尺度上存在,生态学家所研究的对象无非是各类缀块等级系统(1982,20)。

3. 缀块的相对均质性

缀块的异质性是绝对的,均质性是相对的。当我们研究大尺度现象时,往往把小尺度缀块看作是相对均质的。这样做可以简化所研究系统的复杂性。

4. 缀块的动态特征

虽然我们可以通过描述和分析缀块性的静态空间特征来说明某些生态学现象,但随时间不断变化是缀块及缀块性的最基本特征之一。

5. 缀块性的尺度和生物依赖性

缀块性的特征依赖于观察尺度以及所研究的生物。大尺度观察会忽视小尺度上的缀块性,而小尺度观察则不易测得大尺度缀块性。不同的生物对缀块环境可能有全然不同的反应。例如,鸟、鹿、地鼠、甲虫、鱼和浮游动物在对缀块性感观的尺度以及行为上的反应肯定是不同的。有视觉的和无视觉的捕食动物,或更一般地讲植物与动物之间在对缀块性的反应方面表现出种种不同。

6. 缀块等级系统(patch hierarchies)

对于任何物种或生物个体,在最小缀块性尺度和最大缀块性尺度之间的所有尺度上的缀块,构成该物种或个体的缀块等级系统。一般而言,某一等级水平上的缀块的功能在高一级水平上体现出来,而其内部结构和动态机制则在下一级水平上方能揭示(1)。缀块等级系统的结构水平可以通过采用定性特征(如树叶→枝,干→单木→树木群→森林)来确定,也可以定量地划分(例如采用某种描述缀块性程度的统计量随尺度变化的关系)。

7. 等级水平相互作用关系

在缀块等级系统中,两个等级水平之间的相互作用或影响的强度随二者之间所夹的等级水平的数目而减弱(1982,13)。

8. 缀块敏感性(patch sensitivity)

生物只在其特定的缀块等级系统内部才可能表现出对缀块敏感的行为特征, 而对其缀块等级系统以外的时空尺度上的缀块性表现不出相关性^[8]。

9. 缀块等级系统中的核心水平 (focal level of a patch hierarchy)

核心等级水平是指最能集中反映所研究现象或过程特征的等级水平, 相应的时空尺度称为核心尺度(focal scale)。例如, 研究能量流动和物质循环的核心等级水平往往是生态系统, 而研究复合种群动态 (metapopulation dynamics) 的核心水平是景观。一般而言, 研究缀块动态机制及生态学效应应该至少考虑包括核心水平在内的三个相邻等级水平^[11,12,13]。

10. 缀块性原因和机制的尺度依赖性

缀块性原因和机制是随尺度而变化的。伴随着缀块等级系统, 同时存在有原因和机制等级系统。下面是一个简单的例子。

尺度	缀块性	原因	机制
大	浮游生物 缀块性分布	物理传 输过程	流体 动力学
小	虾(Krill) 的空间分布	游浮植物的 局部缀块性	个体行为 生态学

参 考 文 献

[1] 郎建国: 耗散结构、等级系统理论与生态系统, 应用生态学报, 2(2), 181—186, 1991。
 [2] 郎建国、Orie L. Loucks: 自然均衡观与现代生态学理论——生态学思想中的一场根本性变革, 中华海外生态学者协会(SINO-ECO) 编: 现代生态学的发展与趋势, 科学技术出版社, 北京, 1991(待出版)。
 [3] Allen, T. F. H. and T. B. Starr: Hierarchy: Perspectives for Ecological Complexity, Univ. Chicago Press, Chicago, 1982。
 [4] Antolin, M. F. and J. F. Addicott: Colonization, among short movement, and local population neighborhoods of two aphid species, *Oikos*, 61, 45—53, 1991。
 [5] Forman, R. T. T. and M. Godron: Patches and structural components for a landscape ecology, *Bioscience*, 31, 733—739, 1981。
 [6] Forman, R. T. T. and M. Godron: Landscape Ecology, Wiley, New York, 1986。
 [7] Hutchinson, G. E.: The concept of pattern in ecology, *Proc. Acad. Nat. Sci.*, 105, 1—12, 1953。

[8] Kolasa, J. and S. R. A. Pickett: *Ecological Heterogeneity*, Springer-Verlag, New York, 1991。
 [9] Kotliar, N. B. and J. A. Wiens: Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity, *Oikos*, 55, 253—260, 1990。
 [10] Levin, S. A.: Concepts of scale at the local level, Manuscript, 1991。
 [11] Levin, S. A. and R. T. Paine: Disturbance, patch formation and community structure, *Proc. Nat. Acad. Sci. (USA)*, 71, 2714—2747, 1974。
 [12] O'Neill, R. V.: Perspectives in hierarchy and scale, pp. 140—156 in J. Roughgarden, R. M. May and S. A. Levin (eds), *Perspectives in Ecological Theory*, Princeton Univ. Press, Princeton, 1989。
 [13] O'Neill, R. V. et al.: A Hierarchical Concept of Ecosystems, Princeton Univ. Press, Princeton, 1986。
 [14] Pickett, S. R. A. and P. S. White (eds): *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*, Academic Press, San Diego, 1985。
 [15] Pimm, S. L.: Communities oceans apart? *Nature*, 339, 13, 1989。
 [16] Pringle, C. M. et al.: Patch dynamics in lotic systems: the stream as a mosaic, *J. N. Amer. Benthol. Soc.*, 7, 503—524, 1988。
 [17] Roughgarden, J.: Patchiness in the spatial distribution of a population caused by stochastic fluctuations in resources, *Oikos*, 29, 52—59, 1977。
 [18] Steele, J. H.: Some comments on plankton patchiness, pp. 1—20 in J. H. Steele (ed), *Spatial Patterns in Plankton Communities*, Plenum Press, New York, 1978。
 [19] Steele J. et al.: Comparison of Terrestrial and Marine Ecological Systems, Steering Committee Report of a Workshop held in Sante Fe, New Mexico, 1989。
 [20] Wiens, J. A.: Population responses to patchy environments, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 7, 81—120, 1976。
 [21] Wu Jianguo, et al.: Modelling patchy ecological systems using the System Dynamics approach, pp. 1355—1369 in D. F. Andersen, G. P. Richards on and J. D. Sterman (eds), *System Dynamics Proc. 1990 Int. Syst. Dyn. Conf.*, Vol. II The System Dynamics Society, MIT, Cambridge, 1990。
 [22] Wu Jianguo and J. L. Vankat: A System Dynamics Model of Island Biogeography, *Bull. Math. Biol.*, 53, in press, 1991。
 [23] Wu Jianguo and J. L. Vankat: An area-based model of species richness dynamics of forest islands, *Ecol. Model.*, in press, 1991。

(收稿: 1991年8月31日)