

34-41, 73

缀块性; 缀块动态; 生态效应; 10829(8)

缀块性和缀块动态: III. 生态与进化效应

伍业钢 (美国橡树岭国家实验室) 鄂建国 (美国康奈尔大学) ✓

李百炼* (美国德州农工大学)

Q14

Patchiness and Patch Dynamics. II. Ecological and Evolutionary Consequences. Wu Yegang (Environmental Science Division, Oak Ridge National Laboratory, USA), Wu Jianguo (Section of Ecology and Systematics, Cornell University, USA), Li Bailian (Center for Biosystems Modelling, Texas A&M University, USA). *Chinese Journal of Ecology*, 11(6), 1992, pp.34-41. The authors suggest that patchiness can be represented on different hierarchical levels of ecological systems. It's considered that metapopulations result from patchiness and spatial distribution of resources is one of the strong factors shaping the population dynamics. There may be threshold effects of patchiness on energy balance and species survival. Disturbance results in patchiness and influences resource availability and distribution. In turn, patchiness may limit or prevail a disturbance. The interaction of patchiness and disturbance may result in a metastability. Human disturbance is considered as an event usually on a large spatial scale in a short time period. Ecological systems may not be able to keep up such rapid changes and vicious positive feedback may be invoked. In view of evolution, patchiness is a consequence of co-evolution of biotic and abiotic entities in nature. Biodiversity is, therefore, the fact and the result of patchiness.

Key words: patchiness, patch dynamics, matapopulation, biodiversity.

自然界各种等级系统都普遍存在时间和空间的缀块性^[5-7]。它反映了系统内部或系统间的时空异质性,影响着生态学过程。不同缀块的大小、形状、边际性质以及缀块间的距离等空间分布特征构成缀块性的差异,并控制生态过程的速率。某一空间特有的缀块性也是生态过程的结果^[8,21]。把这种因果关系在时间轴上的变化称为缀块动态(Patch Dynamics)^[4]。显然,任何缀块都是时空演化的产物。

在一个较大的时空尺度上,生物和非生物缀块的长期共同演化,反映出缀块性的进化效应。空间异质性和环境变异促使生物不断面临生存选择的挑战。各种生物的生活史、分布策略、基因变异以及表现型可塑性等等的差异即

是这种演化的作用,也是生物缀块性的表征。缀块性及其生态和进化效应已为生态学研究的重要课题之一^[9-11]。本文将阐述各种生态和进化因素如何作用于缀块,以及各种缀块性对诸因素的反应。围绕这一问题,目前已有不少研究^[12,21,25,30,35,43,48,59]。本文目的在于从如下四方面做较为系统的讨论,即①缀块性的时空效应;②缀块性的生态效应;③缀块性的进化效应;④缀块性研究的前景展望。

* 作者对Simon A. Levin, Thomas Powell, John H. Steel, Marie-Josée Fortin, James Clark, Pablo Marquet, Jesus Pineda, David Wallin, Claudia Jacobi, 牟涛, 刘建国等的有关建议和讨论表示感谢。
作者简介: 伍业钢, 鄂建国, 李百炼, 见本刊11(4): 41, 1992。

一、缀块性的时空效应

1. 时间和空间尺度

时间和空间的缀块性影响着每一等级上系统的功能与结构。所谓时间和空间尺度,也就是在研究某一生态学系统时,人为地选择某一时空尺度,并期望在该尺度上对所研究的系统能得出有意义的解释^[1,3]。缀块性的时间和空间尺度特征决定了每一系统的独特性质。由于所研究的系统或生态过程不同,对选择其作用的时空尺度也各异。生态学家一直在探索这种系统性质或生态过程与时空尺度的关系^[2,4,5]。这种探索较为成功的例子之一就是海洋生态学上采用的Stommel图象分析^[6]。

Stommel(1963)提出用时间(t)及空间(λ)的对数值和系统变量(τ)来构造三维图象,描述系统性质和生态过程所对应的时空尺度。具体说,Stommel图象分析是通过对所观测的系统变量(如生物量变异程度^[2,4],或生态过程参数值^[3,5])在时空上的变化进行测定,并用波谱分析分别确定其在时空系列上的峰值。由此所构造的Stommel图象不但反映峰值的大小及所对应的时空尺度,而且还形象地表达不同时空缀块性所控制的生态过程或系统性质的差异。另外,Stommel图象分析还可用于比较不同生态学系统的时空缀块性的一般规律性^[6]。

然而,Levin(1991)指出,选择“适当”的时空尺度来描述系统的性质并非问题的全部所在。根据物理学的一条简单的道理:当我们提高测量物体的空间位置的精度时,测量本身的不确定性也增大。例如,人们用不同长度的尺子来丈量弯弯曲曲的海岸线。显然,用越小的尺度丈量的结果越精确;但丈量本身的误差也随之加大。这个道理告诉我们,除了注意选择“适当”的时空尺度来研究和解释系统的性质外,也许研究系统性质怎样随时空尺度的变化而变化的规律性对生态学家来说具有新的意义和挑战^[3]。也就是说,生态学家应该重视研究不同时空尺度大小的缀块性怎样影响以及影响什么样的系统性质和生态过程。

2. 海洋和陆地生态系统的比较

Steel(1991)认为,海洋生态系统对于时空尺度的反应比起陆地生态系统的反应要协调得多^[6]。而这种协调性与系统的稳定性是紧密相联的。他发现,在陆地生态系统中,树木做为该系统中最长寿的组分之一,其种的出现或消亡的时间尺度往往可以用地质年代来表示,即百万年尺度^[1,4]。这种演化往往又与大尺度上的气候变迁(如冰期到间冰期的变化)相对应。但是,树木种在空间尺度上的变化(即种的扩散)率则仅是每百年数十公里。这种反应在时空尺度上的不协调性,是造成陆地生态系统脆弱和不稳定的原因之一。再则,作为其它营养级基础的陆地生态系统的初级生产者——树木等植物的脆弱性,将加剧整个系统的不稳定。随着大气二氧化碳浓度的不断增加,任何全球性气候变化都可能使陆地生态系统难于适应,将严重地威胁人类赖以生存的陆地环境。

与陆地生态系统相比,海洋生态系统对不同时空尺度上变化的反应要和谐得多。在海洋生态系统中鱼类属于最长寿的组分之一,但鱼类与树木不同,它们属于营养级的高级水平。有资料证明,沙枪鱼(*Ammodytes* spp.)种群扩散的速率是硬木林的150倍以上^[6]。另外,海洋生态系统的物理性质(主要指水的性质)决定了生物对物理干扰吸收和缓冲的能力要比陆地生态系统强得多^[1,5]。而且,海洋生态系统初级生产者的浮游生物,对物理环境变化反应出高的繁殖、扩散、生长、死亡率,都说明其种群对于环境干扰具有较强的恢复能力。所以海洋生态系统中属于高级营养级水平的长寿组鱼类,其结构更有利于对环境变化的缓冲。

因此我们认为,生态学系统不仅具有与其系统特征相对应的时空尺度,而且其时空尺度的协调性也影响系统的性质(如稳定性等)。另外加上前述的随时空尺度变化其系统性质变化的规律性研究,构成了研究生态学系统时空尺度的“三要素”——对应性、协调性、规律性。

3. 缀块和缀块边际

不仅缀块具有重要的时空尺度性质,缀块

边际同样离不开时空尺度而独立存在。一般来说, 缀块相互之间是异质的。缀块间的边界有时是清晰的(或者说在某一时空尺度上是清晰的), 但更多的是模糊的或过渡性的(尤其是在较小的时空尺度上更是如此)。缀块边际实质上是两缀块间变化率较高的部份^[9]。边际包括结构和功能的边际^[5]。同时, 又具有Whittaker的生态过渡带(Ecotone)的含义^[6]。实际上, 如果从 Gleason的“个体独立生存”(Individualistic Hypothesis)的学说和 Whittaker的梯度分析理论出发, 缀块的边际大都是人为的和过渡性的。这种缀块边际的过渡性往往解释其具有较高的种多样性的原因^[3, 5]。也有人认为, 缀块边际的过渡性影响着基因的多样性、变异性, 加速种的新生和死亡; 也是种的生态型产生的原因之一^[3, 5]。

缀块边际的另一个重要性质就是边际的可透性(Permeability)。这种可透性直接影响种的传播^[2, 1]、演替速率^[5, 8]、以及干扰等生态过程的扩散^[6, 2]。缀块边际的可透性还可以作为自然保护区对濒危生物保护的指标^[3, 5]。Taylor和Pekins(1991)研究捕食与被捕食关系时认为, 对于被捕食者最适宜的生境是其边际可透性程度最低。缀块边际又可以起着一种生物保护的“缓冲作用”^[5, 2]。所以, Nisbet(1991)认为, 高度可透的边际可能产生较为同质的生境, 而降低种的 β 多样性^[3, 5]。

缀块边际的形状及其作用也为生态学家所关注^[2, 1, 5, 8]。Hardt和Forman(1989)在研究不同形状的边际对森林更新速率的影响时发现, 对于一个缀块来说, 其边际的形状为凹形明显地要比凸形其森林更新速率要快^[2, 1]。边际的形状在岛屿生物地理学和自然保护学中也是重要议题。由于它影响到缀块的可透性、种的迁移速率^[4, 5], 因此, 缀块边际的效应不仅具有理论上的意义, 也具有明显的实用价值。

二、缀块性的生态效应

1. 种群动态与缀块性

缀块性具有重要的生态学意义, 其显著效

应之一就是复合种群(Metapopulation)的形成。随着生境的缀块化(Fragmentation), 种群在空间分布趋于“岛屿化”^[2, 8]。复合种群是同种种群在不同缀块上分布的总和, 亦即种群之“种群”^[3, 3, 2, 6, 1]。它是生境缀块化程度和种群迁移或扩散速率的函数^[2, 8]。种群在空间分布形式和存亡也取决于这种函数关系。同时, 局部种群大小和缀块“年龄”也影响种群动态^[2, 8]。

复合种群对生境缀块性的反应存在两种相反相成的作用, 即①由于生境的缀块化, 每一缀块上的种群有可能由于个体数目太少而将丧失基因的变异性, 加剧种群消亡的危险; ②由于缀块化往往产生亚种群的可能, 当一个种群总体面临一种毁灭性的大灾难时, 这种缀块化也许能为某些亚种群提供庇护所, 因而最终有利于该种的保存。缀块性怎样影响种群的存亡, 尚有许多问题有待于研究^[2, 8]。

描述缀块性和种群扩散相互作用最常用的是反应-扩散模型(Reaction-Diffusion Model), 它代表了种群空间分布动态的一种零假设模型(Null Model)。描述反应-扩散模型研究和模拟种群扩散与缀块性的相互作用, 其基本公式如下:

$$d\mu_i^k/dt = f_i^k \left[\mu_i^k + \sum_{j=1}^m D_{ij}^k (\mu_j^j - \mu_i^k) \right] \quad (1)$$

即种*i*在缀块*k*的变化率(动态)可以表示为在缀块*k*($k=1, 2, \dots, m$)内种群密度向量 μ 和种群从不同缀块*j*($j=1, 2, \dots, m$)向缀块*k*扩散(D_{ij}^k)之和的函数。 μ_j^j 和 μ_i^k 为种群*i*在缀块*j*和*k*的密度。该方程可以扩展研究种群在不同缀块上的稳态(即多稳态)^[4, 4]、种群扩散的非稳定性^[2, 2]、种群密度制约扩散^[6]以及时间和空间缀块性对种群扩散的影响^[1, 2]。

反应-扩散模型代表了一类模拟种群动态与缀块性相互作用的模型。它的另一特点是可用于预测种群密度的空间梯度与生境缀块性的函数关系; 并能估计缀块边际对种群扩散速率的影响及促使种群消亡的缀块大小的临界值。

2. 资源空间分布的缀块性

生物种的生存在很大程度上取决于资源的

时空分布格局。资源的缀块性决定了资源的可利用程度，并控制生物种对资源的利用方式。资源的缀块性之重要性表现在：第一，资源的有效程度和分布格局对生物个体能量平衡的影响；第二，种与缀块性的相互作用促使缀块分化成为不同种的生境；第三，缀块性程度在不同时空尺度上的阈值作用。

Turner 等(1991)认为，当资源有效程度高时，其空间分布格局并不重要；而当资源有效程度低于某一限度时，其空间分布格局的重要性依资源的有效程度降低而明显提高^[60]。这种空间缀块性的重要性又体现在生物个体对资源摄取所消耗的能量大小。不同空间缀块性对生物个体能量收支平衡的影响，已成为越来越多的生态学家的兴趣所在^[25,28,83]。

许多研究表明，资源缀块性的作用还因生物种对资源摄取方式的不同而异^[43]。显然，如果某生物种群要花费相当大的能量在某一缀块空间上摄取资源，那么该资源迟早会失去做为该种群生境的作用。由于不同种群对不同资源分布格局有各自的利用方式，不同缀块性也就分化成为特有种群的生境。这种生境特化程度的高低也取决于缀块性程度^[37]。这种特化性也表现了缀块性与生物种长期共同演化的作用，这一点将在后面进一步讨论。

近来，生态学家还探讨缀块性与生物个体的相互作用过程中是否存在一种阈限效应。即缀块化程度超过某一阈值时，资源的有效程度将大幅度变化，这样，生物个体需要付出比收入大得多的能量来获取资源，因而将导致某些种群或个体无法对该资源再行利用，进而导致大量个体死亡或群体迁移。Wu 等(1991)的研究表明，在一个景观上，较大面积的缀块的解体将影响动物对该景观资源的利用^[65]。当缀块解体至某一阈值时，将导致大量动物个体的死亡，从而证明这种缀块性阈限的存在及其重要意义。但这方面的研究尚待深入，如什么样的时空缀块性具有阈限效应？在什么时空尺度上阈限效应对某种种群具有意义？这都是当前景观生态学家所感兴趣的问题。

3. 干扰与缀块性

干扰也是时空缀块性形成的主要原因之一，它影响资源的空间分布。但在另一方面，缀块性又直接控制干扰的扩散^[62]。景观生态学近来非常重视在景观水平上研究干扰和异质景观的相互作用过程^[13,19,63,82]。我们认为干扰与缀块性的研究主要涉及以下三个问题：①景观缀块性和干扰过程是怎样相互作用的？②缀块的大小、形状、边际、结构和缀块间的距离如何影响干扰过程？③是否存在一个与某一干扰强度和频度相对应的景观缀块性的亚稳态(Metastability)？

缀块性和干扰过程的相互作用是复杂的。在不同情况下，不同的缀块性对某一干扰过程起的作用不同^[62]。所谓不同缀块性是指各种不同的生物的和非生物的缀块性。例如，Wu (1991)在研究美国洛矶山景观的火干扰时发现，在较为湿润的天气状况下，枯枝落叶分布的缀块性主导火的扩散过程(包括火的蔓延方向和燃烧强度)，但在干燥的天气状况下，植被类型的缀块性起决定作用。其研究还表明，在较平缓的地区风向影响火的蔓延方向，而在陡坡上，坡向决定火的扩散方向。某一缀块性对干扰过程的重要作用也因具体情况和条件的改变而变化。了解不同条件下缀块性对干扰的主导作用，不仅对理解和预测干扰过程是重要的^[62]，而且对于理解受干扰影响所形成的空间异质性也同样有意义。

一般认为，缀块的大小、形状、边际、结构和缀块间的距离影响干扰过程。其实，这种影响也因干扰因素而异。比如，一般情况下，不同年龄林分的缀块对火的扩散有阻滞作用。幼龄林和成熟林的镶嵌结构、缀块大小、形状、边际、以及缀块间距离都直接影响火的习性。但是，1988年美国黄石公园的大火，由于极端干燥气候的影响，使这种不同年龄林的缀块性的作用极不明显，大火几乎烧毁各年龄的林木^[45]。从历史上看，缀块性的形成，也是干扰作用的结果。不同地形影响下火干扰所形成的不同年龄林的缀块性即是例证^[48,62]。

用 Weibull 函数描述林火的周期性分布时, 不同地区或不同地质年代火的周期性具有不同的时空分布规律性^[11,27,82], 这种周期性明显与火烧面积、火烧频率和不同年龄林的缀块性有关。Turner 和 Romme (1991) 发现^[65], 火周期为 26—113 年产生的是少于 200 年的不同龄林的镶嵌格局。而火周期为 434 年则产生大于 1000 年的不同龄林的缀块镶嵌^[64]。这种不同干扰类型(频度和强度的结合)所产生的不同缀块性(生物缀块性)告诉我们: 空间缀块性也许存在着一个与其相对应的干扰类型。由于不同缀块性对于干扰类型的反作用, 也许构成了某一干扰类型与缀块性的“共存”。这种在较大空间尺度上所形成的不同缀块性也许是一种亚稳态, 即不同干扰类型所对应的不同缀块性所形成的镶嵌复合系统。这种亚稳态也许能解释空间缀块性与干扰过程相互作用的机理, 这方面尚需进一步的研究。

4. 人类影响的缀块性

人类的活动使得自然景观越趋缀块化, 摆在生态学家面前的一个重要问题就是: 人类影响产生什么样的缀块性以及它与自然景观的缀块性有何异同? 人们希望从中找到阐释当前人类所共同面临的环境压力的答案^[1]。

首先, 应该认识到人类的影响无所不在, 且在各种不同尺度上施加影响。但是, 以往的研究却更多的是注重于小尺度上的影响, 如森林砍伐和水质污染等等。从大尺度上或全球尺度上的研究还刚刚开始。最新的研究唤醒人们注意到, 人类的影响是在一个大尺度上的作用力, 任何生物种都不象人类这样剧烈地改变着人类自身的生存环境并且危及和消灭众多与其共生物种的生境。人类的影响包括国家政策、法律、经济和政治制度, 以及人口密度、生活方式、文化水准、公共道德伦理和价值观等等。这些影响的差别在小尺度上研究往往不容易察觉, 但在大尺度上则容易理解。Knight(1991)从分析北美卫星图片发现^[20], 美国与加拿大边界的决然差别, 反映出美国强化土地利用所形成的耕地格局与加拿大森林保

护的森林覆被格局明显不同。美国另一端与墨西哥的边界所反映的是另一种格局的差别, 卫星片显示出墨西哥境内的河流污染与美国境内对比的差异, 这是由于两国对污染控制政策的差别所致^[20]。这种人类作用所造成的大尺度上的缀块性与陆地生态系统反应的小尺度是造成目前陆地生态系统正反馈的主要原因之一^[50]。这种大尺度上的问题, 也是推动目前“全球气候变化”(Global Climate Change)和“可持续发展的生物圈”(Sustainable Biosphere)等全球性研究计划发展的原因。

其次, 人类影响的缀块性在结构和功能上都不同于自然缀块性。人类影响的缀块性一般来说缀块大、形状单一、边际整齐、结构简单^[35]。而且, 缀块间缺乏“廊道”, 不利于缀块间的信息交流和种的迁移。Pickett 和 Thompson(1978)早就指出, 自然缀块性最普遍现象是种迁移于不同缀块之间, 而人类影响的缀块性则最终消灭种的迁移现象^[41]。这种人类影响的缀块性与自然缀块性的差别是加剧种的消失和濒危物种增加的原因之一。同时, 也有生态学家认为人类影响的缀块性在功能上的简单化和缺乏多样性, 也是其脆弱和不稳定的主要原因^[35], 这种假说还有待进一步证明。

三、缀块性的进化效应

1. 缀块性与种的共同演化

缀块性并非孤立地产生, 它是与各种生命形式长期共同演化的结果。正由于各种生命形式与各种异质的环境相互作用, 在适者生存的选择压力下, 导致了种的多样性。而种的多样性本身则增加了生物缀块性生物种作用于环境, 改变了非生物缀块性, 这种相互作用是最重要的缀块性的进化效应^[17]。

缀块性与生物种共同演化的一个明证就是种群扩散所采用的有性和无性繁殖策略。一个种采用什么样的性形式延续其个体, 同环境的异质性有关。生物个体可以通过无性繁殖而尽快占据周围生境, 如颤杨(*Populus tremuloides*)的根茎能存活上千年, 一旦条件适宜即可

大量萌发^[46]。有性繁殖则可通过种子采用不同的传播方式(如风、水、动物等)向其他更大范围的生境扩散,种子还可以通过休眠来躲避不利的时间和空间的变异。Williams(1975)把这种扩散策略称为种在扩散安全性与环境不确定性之间的权衡^[60]。

目前缀块性与种共同演化最引人注意的另一个证明,是生物个体大小和生境的空间尺度大小的关系。Brown和Maurer(1987)认为,生物个体大小是该生物在特定的时空尺度上与环境相互作用进化的结果^[6]。生物个体小,其生境空间尺度也小。而生物个体大,对其生境空间尺度也要求更大^[36]。生物个体大小还被用来测定环境的异质性程度^[6]以及种的消亡概率^[7]。生物个体大小的研究提供了从个体水平到生物种水平进化过程的联系,并且把小尺度上的生态过程和大尺度上的进化格局联系起来^[36]。这种联系的内在机理是生物个体大小使其能量平衡制约着生物个体的活动空间、种群密度、地理分布以及种的消亡概率^[8]。这种能量平衡制约着生物个体对不同空间分布格局资源的利用效率,也影响资源分布格局。

从进化论的角度出发,人们不难发现缀块性与种共同演化的现象。但是,生态学家更感兴趣去研究这种共同演化的机制和效应。这将有助于去预测缀块性和种共同演化的结果。

2. 缀块性与生物多样性

生物多样性包括基因多样性、物种多样性、生态学多样性^[33,39,50]。这些多样性体现出生物缀块性,也是非生物缀块性在不同时空尺度上的产物。

任何一个种群的适应生存都受到环境缀块性的限制。所谓适者生存,往往是某一生物种能适应于某一幅度的异质环境,从而使适应的基因得以保存。Pickett(1976)认为,在某一幅度内,尽管存在着大量的基因飘移,但适应种能延续下去^[42]。在自然界,基因的多样性有利于它适应突发性的环境变化和选择压力^[34]。同时,异质环境又常常加剧基因多样化程度^[35]。

应该指出,即使是同一缀块性,对不同生物种来说确有不同的选择压力。某一生物种对于特定的缀块性的适应生存斗争中,同时存在两种可能的作用力:第一,在某一较为稳定的时空缀块性条件下,共同的环境压力使种群具有内在凝集力,这种力能抵御基因飘移和新种出现;第二,在较易产生突变的缀块性条件下,生物种常因环境变异而加剧基因飘移,促使新种出现和导致原有种死亡。种的多样性也就是环境的变异以及生物种的适应能力不断在选择压力和基因飘移之间进化的结果^[42]。

除了非生物的环境缀块性的选择压力外,另一种选择压力是来自生物种的缀块性——生物种间竞争的压力。种间竞争能起着重要的选择压力作用,它加剧种的空间分布的分化(生物缀块性出现),并增加基因变异的程度^[20]。竞争种群间的分化导致种对资源空间利用的差别,而产生不同的生态位^[67]。这也许是对种与生境分化和适应的生态学多样性的说明。

如果说不同的生态学系统都具有其特定的时空缀块性,那么不同生态学系统的功能则是这种缀块性的反映,也可以说生态学系统是系统功能与缀块性相互作用的产物。生态学家在讨论生态学系统功能与缀块性相互作用时,常常注重于:①生态学系统是怎样随时间变化的?②这种变化率在不同的生态学系统之间有什么差异以及在同一生态学系统的不同时期有什么不同?③不同的生态学系统对于生物的和非生物的环境变化的反应速率有什么差别^[50]?各种生态学系统的比较研究,尤其是海洋生态系统与陆地生态系统这两大系统的比较研究,已引起生态学家的关注^[10,18,50]。

四、缀块性研究的前景展望

缀块性是一种自然现象。生态学家研究缀块性,可以说其重要的动力之一是通过研究自然缀块性来解决目前人类所造成的环境缀块化问题^[1,47]。

同时,以现代景观生态学研究为代表的“空间”研究也为缀块性研究提供了新的方法。生

态学研究已经走入了“空间”时代，空间动态和空间格局的研究就是缀块性研究的主要方面。

随着方法的引入和概念的发展，缀块性研究将继续探讨缀块形成和分解的机制。缀块形成和分解过程中，生物和非生物的因素所起的作用，以及不同因素所影响的缀块形成和分解速率的差别，将是对其机制研究的重要焦点。

为了比较不同缀块性的结构与功能，对于缀块性的描述需要有共同的分析 and 比较的标准。不同的缀块性指数和缀块性分析方法尚有待于进一步发展^[2,5,4]。这些方法将帮助生态学家揭示缀块性的内在性质和基本内涵。

由于缀块性的等级结构性质，对于不同尺度上缀块性的功能研究也很重要。所谓缀块性的功能研究，也就是对缀块性的形成机理、对生态过程的反应以及缀块间的相互作用或不同时空尺度上缀块性的关联的研究。人们将关心的是随着尺度的变化，缀块性的功能、作用、效应、机制会产生什么样的变化，并将深入探讨其随尺度变化的规律性。

对于具体研究来说，生态学家将继续对不同生态学系统与缀块性的相互作用感兴趣。这种相互作用的意义决定于特定的生态学系统应该具有特定的缀块性。那么，不同的缀块性阈值怎样对不同的生态学系统产生影响？以及不同的生态学系统与其对应的缀块性间是否存在着一种亚稳态？这些问题对于生态学家来说同时具有理论和实践的意义。

从较长的时间尺度来研究缀块性的进化效应所反映的种群消亡率和复合种群动态是最有兴趣的研究之一，这些研究将对生物学保护和生物多样性研究提供理论基础。

综上所述，对于未来缀块性的研究可以概括为：深入理解缀块形成和分解的机制；描述和比较不同缀块性的差异；探索缀块性的功能、作用、效应和机制随尺度变化的规律性；以及缀块性对不同生态学系统的影响和它的进化效应。最终是了解缀块性这一自然现象的性质和作用，并寄希望于为解决目前人类所面临的环境日益缀块化问题提供科学依据。

参 考 文 献

- [1] 伍业钢, 李哈滨: 景观生态学的理论发展. 中华海外生态学者协会 (Sino-Eco) 刘建国编: 现代生态学的发展与趋势. 中国科学技术出版社, 1991(出版中).
- [2] 李哈滨, 伍业钢: 景观生态学的数量研究方法. 中华海外生态学者协会 (Sino-Eco) 刘建国编: 现代生态学的发展与趋势. 中国科学技术出版社, 1991(出版中).
- [3] 刘建国: 自然保护与自然保护学: 概念与模型. 中华海外生态学者协会 (Sino-Eco) 刘建国编: 现代生态学的发展与趋势. 中国科学技术出版社, 1991(出版中).
- [4] 刘建国, 李百炼, 伍业钢: 缀块性与缀块动态: I. 概念与机制, 生态学杂志, 11(4), 41—45, 1992.
- [5] Allen, T. F. H. and T. B. Starr: Hierarchy, perspectives for ecological diversity, University of Chicago, Illinois, U.S.A., 1982.
- [6] Andow, A. A., et al., Spread of invading organisms, *Landscape Ecology* (in press), 1991.
- [7] Bocout, A. J., Does evolution take place in an ecological vacuum? *J. Paleontol.*, 57, 1—30, 1983.
- [8] Brown, J. H. and B. A. Maurer: Evolution of species assemblages, effects of energetic constraints and species dynamics on the diversification of the North American Avifauna, *Am. Nat.*, 130, 1—17, 1987.
- [9] Burrough, P. A., Principles of geographical information systems for land resources assessment, Monograph on Soils and Resources Survey No. 12, Oxford University Press, Oxford, 199, 1986.
- [10] Carleton, G. R. and J. F. Grassle, Marine biological diversity, *Bioscience*, 41(7), 463—457, 1991.
- [11] Clark, James S., Ecological disturbance at a renewable process, theory and application to fire history, *Oikos*, 56, 17—30, 1989.
- [12] Cohen, D. and S. A. Levin, Dispersal in patchy environments: the effects of temporal and spatial structure, *Theor. Popul. Biol.*, 39, 83—99, 1991.
- [13] Costanza, R. F. H., Sklar, and M. L. White, Modeling coastal landscape dynamics, *Bioscience*, 40(2), 91—107, 1990.
- [14] Delcourt, H. R. et al., Dynamic plant ecology, the spectrum of vegetational change in space and time, *Quaternary Science Review*, 1, 153—175, 1983.
- [15] Denman, K. L. and T. M. Powell, Effects of physical processes on planktonic ecosystems in the coastal ocean, *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.*, 22, 126—158, 1984.
- [16] Futuyma, D. J. and G. Moreno, The evolution of ecological specialization, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 19, 207—233, 1988.
- [17] Gadgil, M., Dispersal, population consequences and evolution, *Ecology*, 52, 253—260, 1971.

- [18] Grassle, J. F., Deep-sea benthic biodiversity, *Bioscience*, 41, 464—469, 1991.
- [19] Green, David G., Simulated effects of fire, dispersal and spatial pattern on competition within forest mosaics, *Vegetatio*, 82, 139—153, 1989.
- [20] Hardin, G., The competitive exclusion principle, *Science*, 131, 1292—1297, 1960.
- [21] Hardt, R. A. and R. T. T. Forman, Boundary form effects on woody colonization of reclaimed surface mines, *Ecology*, 70(5), 1252—1260, 1989.
- [22] Harrison, S. and J. F. Quinn, Correlated environments and the persistence of metapopulations, *Oikos*, 56, 1—6, 1989.
- [23] Hastings, A., The effect of density dependence, age and spatial structure on stability and chaos, *Theor. Popul. Biol.*, (in press), 1991.
- [24] Haury, L. R. et al., Patterns and processes in the timespace scales of plankton distributions, pp. 277—327, 1978. in J. H. Steele (ed.) *Spatial pattern in plankton communities*, NATO Conference Series, Series II, Marine Sciences, Vol. 3, Plenum Press, New York and London.
- [25] Houston, M. D. et al., New computer models unify ecological theory, *Bioscience*, 38(10), 682—691, 1988.
- [26] Hyman, J. B., A Landscape approach to the study of herbivory, Ph.D. Dissertation, University of Tennessee, Knoxville, Tennessee 1990.
- [27] Johnson, E. A. and C. E. Van Wagner, The theory and use of two fire history models, *Can. J. For. Res.*, 15, 214—220, 1985.
- [28] Kareiva, P., Population dynamics in spatially complex environments, theory and data, *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.*, 330, 175—190, 1990.
- [29] Knight, D. H., The changing landscape and landscape ecology, (in press), 1991.
- [30] Levin, S. A., Non-uniform stable solutions to reaction-diffusion equations, applications to ecological pattern formation, in H. Haken (ed.) *Pattern formation by dynamic systems and pattern recognition*, Springer-Verlag, pp. 210—222, 1978.
- [31] Levin, S. A., Concepts of scale at the local level, in J. R. Ehleringer and C. B. Field (eds.) *Scaling processes between leaf and landscape levels*, Academic Press, New York, 1991.
- [32] Levins, R., Extinction, in M. Gerstenhaber (ed.), *Some mathematical problems in biology*, American Mathematical Society, 77—107, 1970.
- [33] Li, B., A new diversity index based on trophic structure of ecosystems, *Suppl. Bull. ESA*, 72(2), 174, 1991.
- [34] Linhart, Y. B., Intra-population differentiation in annual plants, I. *Veronica peregrina* L. raised under non-competitive conditions, *Evolution*, 28, 232—243, 1974.
- [35] Marquet, P. A. et al., Ecological and evolutionary consequences of patchiness, a marine-terrestrial perspective. (in prepare), 1991.
- [36] McGowan, J. M., The nature of oceanic ecosystems, pp. 9—28. In: C. B. Miller (ed.) *The Biology of Oceanic Pacific*, Oregon State University Press, 1972.
- [37] Milne, B. T. et al., Scale-dependent proximity of wildlife habitat in a spatial-neutral Bayesian model, *Landscape Ecology*, 2(2), 101—110, 1989.
- [38] Moloney, K. A. et al., Pattern and scale in a serpentine grassland. *Theor. Popul. Biol.* (in press).
- [39] Office of Technology Assessment (OTA): *Technologies to maintain biological diversity*, OTA-F-330, US Gov. Printing Office, Washington, D. C., 1987.
- [40] O'Neill, R. V. et al., A hierarchical concept of ecosystems. *Monographs in Population Biology* 23, Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 1986.
- [41] Pickett, S. T. A. and J. N. Thompson, Patch dynamics and the design of nature reserves, *Biol. Conserv.*, 13, 2737, 1978.
- [42] Pickett, S. T. A., Succession, an evolutionary interpretation, *Am. Nat.*, 110, 107—119, 1976.
- [43] Pulliam, R., Sources, sinks, and population regulation, *Am. Nat.*, 132, 632—661, 1988.
- [44] Reeve, J. D., Stability, variability, and persistence in host-parasitoid systems, *Ecology*, 71, 422—426, 1990.
- [45] Romme, W. H. and D. G. Despain, Historical perspective on the Yellowstone fires of 1988, *Bioscience*, 39(10), 696—699, 1989.
- [46] Romme, W. H. and D. H. Knight, Fire frequency and subalpine forest succession along a topographic gradient in Wyoming, *Ecology*, 62, 319—326, 1981.
- [47] Saunders, D. A. et al., Biological consequences of ecosystem fragmentation, a review, *Conservation Biology*, 5(1), 18—32, 1991.
- [48] Stamps, J. A. et al., The effects of edge permeability and habitat geometry on emigration from patches of habitat, *Am. Nat.*, 129, 533—552, 1987.
- [49] Steele, J. H., Some comments on plankton patches, pp. 1—20 in J. H. Steele (ed.), *Spatial pattern in plankton communities*, NATO Conference Series, Series II, Marine Science, Vol. 3, Plenum Press, New York and London, 1978.
- [50] Steele, J. H., Marine functional diversity, *Bioscience*, 41(7), 470—474, 1991.
- [51] Stommel, H., Varieties of oceanographic experience, *Science*, 139, 572—576, 1963.

(下转73页)

对环境变化的响应 在生态系统中及生态系统之间,直到全球尺度上,生态系统和各大气过程间是如何相互作用的?植被是如何影响气候的?陆地、水生和海洋生态系统对CO₂含量变化的响应是什么?气候、大气成分、海平面、海洋环流和紫外光照射生态系统各过程(包括生物地球化学循环在内)诸方面的变化所造成的影响是什么?

附录B 生态学中的跨层次重要议题(Issues)

许多特殊的生态学问题中,包含有几个普通的生态学重要议题。该目录列举了对解释生态学过程,及对加速把生态学用于解决各种实际的环境问题来说,是极为重要的一些重要议题。

各生态组织层次间的相互作用。生态学中的所有问题都说明,属于生态组织一个层次上的各种现象,是与在其他层次进行着的一些过程有关系的。即使这一议题到目前尚未被明确地阐述,但我们必须在大多数生态学研究中考虑它。例如,我们必须把种群、群落、生态系统层次的各种响应,与进行自然选择过程的个体层次的诸过程联系起来。

空间和时间尺度的效应。某一空间和时间尺度上的过程和事件,对其他层次的过程和格局有着重要的影响,甚至可以控制这些过程。例如,虽然竞争作用长时间地支配着物种的许多特征,但为争得某种有限的资源而进行的激烈竞争却可能很少出现。

各个层次生物组织(biological organization)的异质性或多样性的的重要性。这里,我们包括了涉及几个在尺度上相互套嵌的遗传多样性、物种多样性和生境异质性的作用问题,涉及景观尺度的复杂性问

题,以及生态系统许多其他方面的问题。例如,环境的破碎和异质性可以影响物种生活史的进化,与其他种的共存以及生态系统各过程的维持。

许多因子是如何结合起来共同影响生态系统的。了解生态组织各个层次上许多因子累积的影响是极为重要的。自然和生物因子之间的相互作用,影响着各个生态过程。较好地理解这种相互作用,一定会帮助我们解决更大的问题。例如,已经受到密度太大以及随之而产生的为竞争资源而出现的激烈竞争胁迫的有机体,当受到其他的胁迫时,更易死亡。许多学科应参与生态学研究,以此做为手段来了解许多因子是如何结合起来共同作用的。了解大气过程、土壤中的地球化学以及物质、热量和水的作用,对发展生态学都是极为重要的。

环境变化的作用。生态学理论和经验研究都已经同样地说明,在处于平衡态和非平衡态的系统中,各系统间存在着巨大的差异。因此,生态学研究中的优先研究领域,包括自然和人为干扰,以及干扰与其他生物和非生物因子间相互作用的巨大的和特殊的作用。这类研究包括对环境胁迫的生态学响应这一重要议题,以及生态系统的结构和功能是如何在各个层次上对胁迫作用做出响应的这一问题。如何发现生态系统本质变异的问题,其实也暗含在这一总的议题之中。

(收稿:1992年7月25日)

(上接41页)

- [52] Taylor, R. J. and P. J. Pekins, Territory boundary avoidance as a stabilizing factor in wolf-deer interactions, *Theor. Popul. Biol.*, 38, 115—128, 1991.
- [53] Turner, M. G. et al., Predicting the spread of disturbance across heterogeneous landscapes, *Oikos*, 55, 121—129, 1989.
- [54] Turner, M. Q. and R. H. Gardner, Quantitative methods in landscape ecology, Springer-Verlag, 536, 1991.
- [55] Turner, M. Q. and W. H. Romme, Landscape dynamics in crown fire ecosystems. in R. D. Laven and P. N. Omi (eds), Pattern and process in crown fire ecosystems, Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 1991.
- [56] Turner, M. Q. et al., Simulation of winter foraging by large ungulates in a heterogeneous landscape, in prepare, 1991.
- [57] Whittaker, R. H., Communities and ecosystems, Macmillan, New York, 1970.
- [58] Wiens, J. A. et al., Boundary dynamics; a conceptual framework for studying landscape ecosystems, *Oikos*, 45, 421—427, 1985.
- [59] Wiens, J. A., Spatial scaling in ecology, *Functional Ecology*, 3, 385—397, 1989.
- [60] Williams, G. C., Sex and evolution. Princeton University Press, 1975.
- [61] Wu, J., Dynamics of landscape islands, A systems simulation modeling approach. Ph. D. Dissertation, Miami University, Oxford, Ohio, U.S.A., 1991.
- [62] Wu, Y., Fire history and potential fire behavior in a Rocky Mountain foothill landscape, Ph. D. Dissertation, University of Wyoming, Laramie, Wyoming, U.S.A., 1991.
- [63] Wu, Y. et al., A landscape simulation model of winter foraging by large ungulates, *Bulletin of the Ecological Society of America*, 72(2), 296, 1991.
- [64] Yarie, J., Forest fire cycles and life tables: a case study from interior Alaska, *Can. J. For. Res.*, 11, 554—562, 1981.

(收稿:1991年12月12日)