

东北师范大学
生态专业研究生讲义

扰动生态学

Disturbance Ecology

周道玮 盛连喜 孙刚 岳秀泉

草地科学研究所
国家草地生态工程实验室
植被生态科学教育部重点实验室
2000 年 12 月

干扰因子及扰动生态学的理论框架

一、干扰因子

生态学(ecology)自其最简单概念产生到当今发展成一门庞大的学科体系,其基本定义仍保持“研究生物有机体与其环境之间相互关系的科学”(E. Haeckel, 1869*; 李继侗, 1958; 祝廷成, 1988; 杨含熙, 1989)。诸多教科书或专著等文献对‘生物有机体’分类都有系统的方案,而对‘环境的划分似不够完善。生态学文献浩如烟海,比较而言,一个稍有不利的情况是某些基础被忽略了’(Etherington, 1982)。环境因子的科学划分是被这忽略的基础之一。

任何研究对象都可依据不同目的用不同标准进行分类。大体上有二种方法:人为分类和自然分类。人为分类标准千千万万,自然分类标准只有一条:研究对象的存在特点和各对象之间的相互关系。环境因子做为生态学的总体研究对象,还要考虑它们与生物的相互作用关系。因此,采用环境因子存在特点,各因子之间的相互发生关系和各因子与生物的相互作用关系这三条标准对环境因子进行划分是合理的标准。

1 经典环境概述

环境(Environment)一词不是一个严格的科学概念,因此,其来源和内容也没有精确的限定。公元 1200 年前,我国诗书《尔雅》中就最早有关于植物生长环境的记载;公元 300 年前,Theophrastus 最早认识到有些植物喜欢湿润土和沼泽土。随着生活生产活动的拓宽,科学调查的加强,逐步认识到了温度、水份等环境因子对生物存在的作用。至本世纪初,人类对影响生物的环境生态因子有了基本的认识。一般将环境定义为在任何方面影响有机体的外界任何动力、物质和情况(Daubenmire, 1947, 1959, 1974),即有机体外部周围条件的总和。根据某一标准划分出的各独立条件称为环境因子。习惯上将对生物有机体直接起作用的环境因子称为生态因子,这一概念也模糊不清。草原上影响一株草生长的一个羊粪球是影响这株草生长的生态因子,日出日落也是它的生态因子,哈雷慧星的运行回归也是它的生态因子。从此可以看出,生态环境具有空间尺度和时间尺度的范围约束。

Daubenmire(1947, 1959)将环境因子分为三大类:气候类、土壤类和生物类;七个并列的项目:土壤、水份、温度、光照、大气、火和生物因子。这是以环境因子特点为标准进行分类的代表。道氏强调上述二种分类都有不合理之处。这种划分方案在很大程度上是随意的,并受认识过程中的习惯约束,

唯一优点是简单。

我国各教科书和著作中基本沿用了这二种划分方案之一；有些区别，但大同小异，唯一大的差别是许多文献删掉了火因子。

Dajoz(1972)接受前苏联学者蒙恰德斯基(МОНЧАДСКИЙ, 1958, 1961, 1962)观点；依据生物有机体对环境的作用反应和适应性进行分类，并详细讨论了蒙氏分类方案，认为该方案具有创造性。该方案将环境因子分为第一性周期因子和次生性周期因子及非周期性因子。

Gill(1975)年将非生物的环境因子分为三个层次。第一层次：植物生长所必需的环境因子，如温、光、水等；第二层：不以植被是否存在而发生的对植物有影响的环境因子，如风暴、火山爆发、洪涝等；第三层次：存在与发生受植被影响，反过来这些因子的发生与存在又直接或间接影响植被，如放牧、火烧等；第四层次仅限生物的食肉动物(表 1)。

表 1 生态系统各组份的关系(GILL, 1975)

	第一层次	第二层次	第三层次	第四层次
非生物的	温度 空气 水 能量 光 营养等	霜冻 风暴 洪水 干旱 等	火烧	
生物的		→ 植被	→ 食草动物	→ 食肉动物

Odum(1959, 1971)将生态学解释成研究自然界的构造和功能的科学。因此，他将环境统归为物质和能量，并试图定量测度自然界生态系统的能流和物流和物流及结构和功能。

研究生态环境因子时，常遵守的原则：1.因子的综合性，2.不可替代性和可调剂性，3.主导性，这一原则一定程度上和最低法则(Liebig, 1840)，耐性定律(Shelford, 1913)及广义的限制因素(Odum, 1971)相联系。4.与研究的生物对象相匹配的时—空尺度。

2 问题的提出

环境因子具有综合性和可调剂性，因此独立地分出某一环境因子是不合理的。但科学研究需要分清主要矛盾和次要矛盾，又因环境因子太复杂，因此只能分门别类地进行研究。生态因子具有主导性，根据因子存在特点分成并列五类或七类的方案不尽合理；同时该方案分出的各因子不具独立性，也没考虑各因子的相互发生关系。根据生物反应和适应性的划分方案中，对第三类非周期性因子中“正常环境”的限制令人费解，哪是正常环境？奥氏方

案又进于简化了环境的作用。

森林自然火和某些其它生态系统自然火被公认具有周期性(Wright et al, 1981; Chandler et al, 1983; 沃尔特, 1979), 这一因子的发生又具间断性。因此, 将这一因子放于上述各系统中都不合适。既然自然火长期存在, 间断周期性发生, 那么何时发火能产生最佳生态效益、多大的强度能产生最佳生态效益、多长的周期能产生最佳生态效益问题也相应提了出来。不同季节的火烧效果不同、同一季节不同时间的火烧效果也不一样, 不同的火烧强度, 不同的火烧频次, 都产生不同的影响效果(周道玮, 1991, 1992)。

间断发生因子发生时间及强度限制的最好例证是 1976 年的唐山大地震, 唐山大地震发生在深夜人们熟睡之时, 强度达七级以上, 结果造成 24 万人死亡, 17 万人受伤(钱钢, 1987), 对唐山人口种群产生了极大破坏, 也造成了生命和财产的巨大损失。假想如果它发生在 8 时、10 时...、强度为一级或二级, 将会是什么结果呢? 从此例也可看出: 所谓最佳效益是一相对概念, 一是相对损失最少, 二是相对产生最大生态效益和最大的经济效益。

我国古代思想“好雨知时节, 当春乃发生...”也给与启示, 某些环境因子的作用有一最佳发生作用时间。俚语“好钢用在刀刃上”是否也可以赋与这样的生态学意义: 限制因子的最佳作用要选择好时间和地点, 才能更有效。

3 环境因子分类

依据现代生态学研究结果, 基于环境因子的存在特点、其间的相互发生关系和生物对其的作用反应, 将环境因子划分如下。

3.1 时刻存在而作用的环境因子

这一类因子的特点是时刻存在, 并且从生物产生之日起, 就一直直接作用于生物有机体, 也将永远作用下去。它们有光因子、大气温度因子等。这类因子可继续分为:

3.1.1 第一性周期因子(МОНЧАДСКИЙ, 1958, 1962)

这一类因子的周期性是宇宙天体的周期性运动产生的结果。较清楚的有太阳系地球的公转和自转产生的光因子周期和大气温度因子周期。所谓清楚也是在短时间尺度上衡量的结果。宇宙其它天体的周期性运动对这些周期性因子的影响还是未知数, 地球处于宇宙形成发展的哪一阶段, 也还不知道。生态学本身回答不了这些问题, 但这些因子具有古老性和稳定性, 为我们提供了研究其变化规律和生态作用的基础。由于人类还并不知道某些环境生态因子长时间尺度上的变化周期, 因此, 所谓人类活动导致全球气候变化的潮流说法, 值得重重地打上一个问号。

地球上的生物产生之前, 地球表面就存在光和光周期。温度和温度周期

及潮汐和潮汐周期等。生物对这一类因子的变化具有根深蒂固的适应，表现为相同类群生物学变化方式和过程相同。由于这一类因子在地球表面的分布差异，决定形成了现在地球表面上其它环境因子分布格局和生物分布格局。

3.1.2 次生性周期因子(МОНЧ АД СКИИ, 1958, 1962)

这类因子的变化周期由第一性周期因子的变化决定，其周期性严格程度由其与第一性周期因子的关系密切程度决定。这一类因子有大气湿度、土壤湿度、风、土壤温度和水域环境中的各种物质含量及生物作用等。

次生性周期因子除受第一性周期因子影响外，还受其它因子影响，因此其变化行为较复杂，为生态学的研究增加了难度也同时增添了引人入胜之处。生物对这一类因子有较好适应，正是由于这一类因子的复杂变化，产生了地球表面同一区域内生态系统的变异。

3.1.3 相对稳定不变的环境因子

这一类因子时刻存在而作用于生物体。但少具变化性，即相对稳定或其变化非常缓慢，变化幅度非常小。其中有大气组成成份和某些土壤养份等环境生态因子。

地球形成以后，岩石母质在各种物理因素和后来的生物因素逐渐作用下形成土壤，组成土壤的物质元素和营养变化非常缓慢，特别是其机械组成和一些其它物理参数。由于前述二类环境因子的变化影响，这一类环境因子也具有波动性变化，但其稳定性是第一位的。如大气元素含量是长期形成的结果，其变化具极强的稳定性。

由于这类因子的变幅很小，选择作用也不强，因此，生物对其适应不很严格，但二者之间有一种协调平衡的依存关系，如人类依存大气稳定的氧气含量而呼吸生存。生态学工作的重点是查清这些因子的背景值，以进行空间尺度上的比较，多不宜进行短时间尺度上的讨论。古生态学资料证明这一类因子的变化也有某一趋势或周期。

3.2 间断发生作用的环境生态因子

这类因子不是每时每刻都存在而直接对有机体生物产生作用，但长期存在，其发生具有间断性和不连续性。一般其发生存在时间很短，此时对生物产生直接作用，发生后其间接作用持续时间很长，也比较重要。它们有植被火、火山爆发、地震、洪水、风暴、降水及牲畜啃食等，还有现代人类生产生活产生的各种人为干扰等。生态学工作者一般将这类因子称为干扰因子(Disturbance factors)。这一类因子具有三个显著特点：1.间断发生有生态学作用，2.强度超过生物生活生存的忍耐范围，3.非自然本身存在，这一特点专指人类产生的各种干扰，与前二条特点不相联系。间断发生而作用的环境因子可继续分为如下二类。

3.2.1 周期性间断作用发生因子

这类因子间断发生存在，具有周期性。尽管其周期性可能不如某些物理

过程那样严格,但其统计周期性规律非常强。其中有自然植被的自然火,太阳黑子活动和厄尔尼诺现象(El Niño),潮汐、哈雷彗星回归运行以及海流等。生物对这一类因子中的某些有较好的适应(如对草原火、沙巴拉群落火),有一些因周期过长,强度过大,没有选择作用,生物对此也没有适应,但这些因子对生态系统具有启动活动作用,能使生态重新开始发展,如某些周期活动的火山爆发。

3.2.2 非周期性间断发生作用的环境因子

这一类因子间断发生,但不具周期性,或其周期性太长,人类对此还未充分认识到。包括非周期性火山爆发、地震、雪崩、滑坡等及人类生产活动产生的各种干扰,如森林采伐、农田开垦、定居放牧、捕捞、矿石开采和生产的废气废水污染等。上述某些人为干扰可能不再具间断性而连续作用,但有非自然的属性。

生物对这一类因子一般是没有适应性,但这些因子的长期作用(特别是人为干扰的长期作用),将导致人为干扰选择,产生出一批“自然畸形”的适应体。对此没有适应的生物将衰败或灭绝,做为生物的人类也不例外。

对环境因子做如上划分以后,再考察生态学发展史可以不难地知道:早期的生态学工作多侧重于研究生物与第一性和次生性周期因子的关系,如温度和水份决定的植被分布格局。后来逐渐发展到综合考虑所有时刻存在因子的作用,大多生态学工作属于此范畴。由于各因子的特点不同,每一因子的研究深度和广度也不一样。现代生态工作的重点在很大程度上转移到了研究干扰因子作用下生物及生态系统的变化方面,也产生了新的生态学分支理论:重复扰动理论(Recurring theory) (H. A. Mooney, 1981)。生态系统做为有机体具有“自我修补恢复”、“自我愈合伤口”的功能。研究干扰因子的作用,不但可以理解干扰因子作用下生态系统的发生发展,结构和功能,并且也只有如此才能真正理解生态系统的存在机理,而且还可以为我们提供一种管理生态系统的技术方法,即主动采取某些人为干扰,刺激生态系统自我高速恢复愈合,畸形适应,人类从中获得某种效益。生产中,有一些这方面的实例,如橡树割胶,果树修剪,灌丛平茬,林业上隔带采伐等。

4 最佳生态原则

生态系统中,如果某一因子呈周期性间断发生对生态系统产生作用,那么这一因子的间断发生开始时间有一最佳值,偏离此值愈远,其作用后果愈差,本文称此为间断发生作用环境生态因子发生作用的最佳时间原则(principle of optimum time),它是非时刻作用环境因子的发生时间限制。生态系统的发生发展受制于这一发生时间的调控。

许多研究证明:植被火特别是森林火呈周期性发生,每一次发生后对生态系统产生各方面影响;研究也证明不同季节时间发生的森林火产生的后果

也不一样。对于草原来说,最佳发生时间是距植物生长恢复以前的最短时间内,超前造成水份和土壤等损失太多,延后将杀死生长了的植物,这都不如恰时火烧产生的生态效果最好。这一时间具有自然性,但也可以人为调控。

唐山大地震的发生可能没有规律性,但具必然性和可预测性,现在的技术和工具固然不能改变其发生时间,但可以提前做出预测,采取措施,使其发生损失减少到最小。

同一地区,夏季降水相同的不同年份,在其它条件都相同的条件下,由于其雨量分配季节不同,即每次降水的开始时间(和数量)不同,那么产生的效果肯定不一样,这里也涉及到一个降水发生的最佳开始时间问题。

农业生产中的适时灌溉、适时施肥也都是关于最佳发生时间的生产实践总结。

不同时间开始放牧、不同时间开始采伐、不同时间开始捕捞、不同时间开始狩猎等产生的生态效果都将不同。这些也都可以找到一个符合生态的或经济的等某种需要的最佳时刻。

同样,间断发生作用生态因子的每次发生强度有一最佳值,每二次发生之间的间隔(即周期,其例数称频次)也有一最佳值。分别称它们为最佳强度原则(principle of optimum intensity)和最佳频次原则(principle of optimum frequency)。

5 扰动生态因子的研究内容

任何一生态系统,都可能受到一组非时刻存在或间断发生的生态因子的影响,即受一组干扰因子的影响。它们共同相互作用形成一组扰动体系——所有干扰类型、干扰频率和干扰强度在某一段时间过程中的总和(Moonay et al, 1983; 马世骏, 1990)。不同生态系统的干扰体系不同;同一生态系统,各干扰因子的干扰状况有别。干扰因子长期存在、重复发生的特性为我们解译其生态学作用提供了基础,也为我们利用某些扰动因子做工具,管理生态系统提供了可能。

从上述扰动体系的概述中,可以粗线条地看出,扰动因子的主要研究内容是:

5.1 某一生态系统的扰动体系

研究在一段时间内,某一生态系统所(将)受到的干扰有哪些,它们的扰动状况(干扰时间、干扰强度和干扰频次等)分别如何。即研究某一生态系统受干扰的种类和每一干扰因子的发生发展规律如何。

5.2 干扰因子的生态影响

不发生干扰也谈不到干扰作用,因此各种类型的干扰发生后产生的结果

自然是研究扰动因子生态作用的重要内容,而不能泛泛地谈论扰动作用。在此首先应区别干扰发生当时产生的直接作用和干扰发生后遗留的及间接的作用。

5.3 做为管理工具

在清楚地知道各种扰动因子生态作用的基础上,对于能够控制利用的扰动生态因子,可以用做工具,管理生态系统,达到保护自然资源和生态多样性及充分合理利用自然资源的目的。恢复与重建干扰受害生态系统的自然状态,只有通过调控干扰因子的作用,才能实现。这就涉及到一系列“使用扰动”的技术和方法研究。

5.4 经济效益评估

从一定意义上讲,自然干扰因能造成经济损失,属于自然灾害(nature diaster),但这完全决定于干扰强度、经济标准及干扰效益(经济的、生态的);并不应将一切自然干扰都视为自然灾害。另外,防灾减灾经济投入本身就是一种损失,根据灾害经济学,负负得正,原理(于光远,1986),防减灾活动应追求投入损失和灾害直接损失之和最小(Sinard, 1966),而不应只追求灾害直接损失最小。当然,在此之前,应设立某些条件的警戒国值。由于自然干扰能产生经济损失,因此,研究干扰因子一定涉及经济效益评论,并追求总损失最小。

八十年代中期,得助于火烧扰动理论而发展起来的扰动生态学理论越来越受到广泛的重视和研究,这是生态学发展的必然,因为已很难找到一片没有受到自然扰动和人为扰动的土地;也没有哪一生态系统是在完全自然的状态下发生发展,即使如此,也存在自然扰动因子的作用。我国生态学工作错过了生态学成熟发展的一段时期(六十年代到七十年代),现在既要弥补过去,补充生态学基本资料,又要接受科学发展和生产需要的挑战,为此,需要我们积极吸收,发展创造,以解决存在的生态学问题。

二、扰动生态学的理论框架

通常,生态学的定义是研究生活着的生物或者生物群体及其环境关系的科学,E.P. Odum^[19]将生态学定义为研究自然界的构造和功能的科学。无论哪种形式的定义,核心都一样,即生物过程与其生存条件的相互关系。

在生态学发展过程中,特别是早期阶段,生态学研究最多的是生物对温、光、水的反映及温、光、水对生物个体和其群体的决定作用。这种决定包括生理、生长、分布和组成及结构等方面,一些重要的生态理论也由此产生。

另一类环境因子对生物及其群体的作用研究也在生态学发展的早期阶段悄然开始^[16],其中主要包括植被火和人类活动,但是,这些研究未能引起更

广泛的重视,本身也没产生特别的理论成果。

随着人类生产活动的加强和认识的深入与拓宽,生态学家逐渐认识到自然干扰与人为干扰对生态系统的发展和存在起着决定性作用,并认为研究生态系统对干扰的反映(response to disturbance)比研究其静态平衡更能理解生态系统,随之开始进行了比较广泛的研究,相应地也产生了一些新的认识和生态理论,加深了我们对生态系统的发展变化和存在的认识。本文在综述干扰生态理论研究成果的同时构筑了扰动生态学理论框架。

2.1 干扰的定义

定义种群或群落“干扰”有一些基本的困难:困难之一是词义的混乱。这有如大多数学科发展的早期阶段一样,种群或群落干扰研究也不例外。干扰(disturbance)、扰动(perturbation)和胁迫(stress)皆来自于人们日常口语,意思有微细的变化。干扰侧重原因、扰动偏重过程、胁迫倾向结果。困难之二是怎样从正常环境变化中区分出干扰。极端例子是系统中从未存在过的干扰,容易认识,如新型杀虫剂的施用,生物能通过高强度选择,发生突变而适应生存或灭绝;另一个极端例子是环境极大变化本身就是种群或群落生境的属性,种群或群落的生存完全决定于这些变化,并且这两个极端例子都有复杂的变化谱。困难之三是怎样测量和发现干扰。理论上讲,如大多数生物过程一样,干扰可以通过其发生原因和影响认识 and 测度。但事实上,干扰已被发生原因或影响所正常定义,一般也是通过其影响群组成及结构来认识干扰,并且种群变化可能是判定干扰是否已发生的有效途径^[32]。认识干扰是否发生有困难,那么研究生物对其的反映也就困难。尽管如此,有关干扰还是有各种各样,但基本意义相似的定义。

Grime^[12]的定义是“通过引起植物部分或全部结构变化而限制植物生物量的机制”,这一定义将重点放在机理方面而忽略了原因。Grubb^[13]接受这一定义,但告诫应排除个体的自然衰老死亡作用,因为他认为干扰应来自植物群落外部。

Sousa^[29]将干扰的定义重点放在结果方面,认为“干扰是一个对个体或个体群(无性系)产生的不连续的、间断的斩杀(killing)或位移(displacement)或损害(damage),这种作用能直接或间接为新的有机体定居创造机会。关于原因,他认为“干扰位于影响有机体的自然因子波动的极限边缘”。Rykiel^[27]批评了这一定义的原因解释,即循环定义(干扰-波动)。他认为定义干扰的困难是尽可能地分清原因和结果,所以他认为干扰应定义为原因,即一种物理作用或因素。诸多文献几乎都混淆了干扰的原因和结果(cause 和 effects)。原因是指环境的变化,而结果是指有机体和种群或群落的反映。Bazzaz^[5]的定义是“景观基本表现单元的突然变化,这种变化能通过种群反映的明显改变表述出来”。

综合概括起来,干扰的定义是群落外部不连续存在,间断发生因子的突

然作用或连续存在因子的超“正常”范围波动；这种作用或波动能引起有机体或种群或群落发生全部或部分明显变化，使生态系统的结构和功能发生位移^[1,19,32,33]。如前所述，“干扰”一词来自于人们的日常口语，在干扰研究的过程中，由于所涉及的领域不同，研究的对象不同，描述干扰的用语也有差别。虽然 disturbance 一词被广泛接受使用，但下面几个术语也常在文献中出现。Perturbation: 有些文献中 perturbation 与 disturbance 的意义相同；但在另一些文献中，perturbation 是指某一正常生态系统在发展过程中某一参数的任何变化^[18]。应用这一术语的困难是无法从某一生态系统的正常变化参数背景中区分出 perturbation，也无法区分出哪些是“正常”变化^[22]。在知道外界干扰或控制实验条件下，建议采用 perturbation 来描述所进行的“处理干扰(treatment disturbance)”^[23,24]。Stress: 一词中文多译为胁迫，无疑是指生物物的反映，即结果，并有长期作用的含意，主要是源于胁迫生理学(stress physiology)，但英文中 stress 一词更强调原因^[24,28]。Disaster: 指频繁发生，甚至在演替过程的生活周期内也能发生的作用，近于 disturbance^[14]。Catastrophe 极少发生，不能实验或重复的选择力^[14]。Harper^[14]用进化观点论述了二者的区别，diaster 通过选择作用增加适应性，而 catastrophe 相反。

2.2 干扰因素

干扰发生时——空间尺度变化非常大，空间尺度从 1cm² 到几十平方公里，时间尺度从 1 年到几千年。因此，准确地列出各干扰因素(disturbance agency)也有困难，况且有一些因素已被认为是“正常”的环境因素。下面仅列出一些研究较多，已广泛接受的干扰因素。

A. 自然干扰因素

自然干扰因素分生物的和非生物的。非生物的因素有一些是地域性的，有一些具广泛的意义。

火：火是研究最多的自然干扰因素，有关火干扰生态的研究已发展成一新的研究领域，并形成了一新的生态学分支学科——火生态学(fire ecology)^[34]。植被火在两方面受降水决定：(1)一段时间内需有足够的降水，以促进有机物生产足够的生物量形成可燃物，(2)周期性干旱以干燥形成的可燃物能够被自然火源(或人为火源)点燃。

植被的促火(fire-Promoty)、抗火(fire-resisting)和火决定(fire-dependent)等特性被广泛研究^[11,20]，并认为火是一种选择力。许多植物所表现出的上述特性表明，火不全是一种外界作用因素，也可能像一些环境因子一样是群落种类组成和结果的结果。

风暴：风暴干扰具有重要的生态学意义，特别是对苔原和森林及海岸和沙丘等植被。风能够传粉，散布种子，产生风倒，加速蒸发，填平小坑洼，削平小土丘，混合土壤表层等。Henry 和 Swan^[15]通过追踪 New Hampshire 西南山区林分 300 年的历史，发现风暴和间歇性伴随的火烧比平静无风对林分

组成更有意义。风暴对岛屿的生态影响有特殊意义。在新英格兰等地林区,研究发现丘陵和峭壁上耐风种类占优势^[8]。

雪压和雪暴:雪压能产生破坏性影响,特别是对河岸和湖边有擦划作用^[26]。有关雪暴影响有诸多研究^[7]。

土壤潜运动:土壤的周期性结冰-融化运动能引起土壤表面收缩,破坏植物根系,甚至整个植株,特别是在极地和高山苔原^[23]。Anderson^[4]发现 *Dryas octopetala* 群落的周期性演替是由于土壤的结冻-融化运动的物理干扰,外加风的影响。草原干旱产生的裂缝可能具重要的生态意义。

温度波动:一般是指某一季节或全年的温度超过历年平均值的变化。Ehrich 等^[9]证明,美国西部山区春季气候变化对群落有深刻影响。巴西少有的霜冻对巴西植被种类组成和植物地理分布有决定性影响^[30]。

降水变化:每年的降水变化导致河流、湖泊、池塘水位波动,高水位侵蚀漂走植被,低水位和干旱引起植被拓展。海岸植被周期性受到干扰作用^[25]。受水分影响,沼泽边缘植被有的年分扩展,有的年分退缩^[6]。有关降水欠年干旱和降水丰年湿润对森林、草原、荒漠等各植被类型各方面影响的文献颇多^[35]。干旱往往与地表干裂,火烧等干扰联系在一起,形成复杂的干扰体系。

河岸和海岸冲积、沉淀、滑坡、雪崩、地表运动和喀斯特过程等自然干扰的作用也有各方面研究。

B. 生物干扰因素

许多动物能够对植物产生连续影响,引起植被周期性变化。如昆虫大发生,并且诸如病虫害大发生之类的生物干扰往往还与其它干扰联系在一起^[10]。

掘洞动物形成的土丘等斑块对草原影响类似于森林的斑块相作用,但仅需 20 年即能恢复。植被中大型食肉动物的消失,导致食草动物的压力发生变化,造成难以评估的植被动态变化过程。

C. 人为干扰因素

本世纪 40 年代,由于第二次世界大战停止,工业的迅猛发展崛起,加之人口急剧增长,人类对区域环境和植被,甚至地球景观产生了深刻的影响作用。现在,包括极地在内,已没有哪一生态系统没受到人类活动或其产物的影响。十几年前始于大气物理科学工作者的全球气候变化研究,已发展成全球变化研究,其中核心就是研究人类活动导致的环境变化与植被反映,特别是大气 CO₂ 含量升高出现的温室效应连锁出现的植被变化。

人为干扰因素因区域不同而不同,有些可能是风俗传统,甚至是民族文化的组成部分,如印度北部少数民族的“刀耕火种”、马背民族的“游牧生活”。农区主要人为干扰是开垦,草原区是超载放牧,林区是过量采伐,水域是超量捕捞。全世界范围内的人为干扰研究对象是农药杀虫剂和各种大气污染物等。

2.3 干扰状况与干扰体系

干扰因子也具有发生发展和存在变化规律——干扰状况(disturbance regime), 某一区域内各因子干扰状况的总和称干扰体系(disturbance system)。干扰状况的组成要素有发生季节——时间、干扰频次和干扰强度等。干扰因素不同, 描述其状况的组成要素有差别。

季节时间: 是指干扰发生的具体时刻, 不同时间的干扰作用, 产生不同的干扰效果。草原秋季火烧与春季火烧产生的效果有巨大差异, 早春火烧和晚春火烧产生的效果更出人意料。

频次: 同一地区或同一植被或同一景观内, 单位时间某一干扰发生的次数, 其倒数称干扰周期, 即某一干扰二次发生间的时间间隔。研究表明, 沙巴拉群落和北美高草草原火具有周期性^[17]。

强度(magnitude, intensity): 干扰发生时, 干扰因素所表达出的能力值, 这一概念较难给出一个统一的意义。如草原火强度是指单位时间每前进一延长米所释放出的能量, 风强度这一指标就较难表达。有时用程度(severity)——生物对强度的反映, 间接反应强度这一概念。但在研究干扰状况时只能用强度这一概念, 具体因素可具体限定。还有一些干扰状况的组成要素常被使用, 如干扰面积、干扰格局等。

2.4 干扰生态研究进展

1979年, Cairns 主编出版了《Recovery and Restoration of Damage Ecosystem》一书, 较为详细地论述了人为干扰受害生态系统原因、过程及结果和恢复途径。同年, P.S. White 系统地综述了干扰生态的发展, 是一篇研究干扰生态理论必读的文献。

1980年, 美国斯坦福大学的 H.A. Mooney 和法国 Montpellier 生态研究所的 M. Godron 联合主编出版了《Ecosystem and Disturbance》一书, 书中广泛论述了主要植被类型的自然干扰因子和干扰作用, 并对干扰生态的一些基本理论和概念进行了标准化。

1983年, Pickett 主编出版了《Ecology of Nature Disturbance and Patch Dynamics》一书, 以系统论文集的形式讨论了不同植被类型的干扰因子、干扰状况和干扰体系及生物反映和生产管理中的意义。

1986年, Andel 主编出版了《Disturbance of Grassland》一书, 系统地论述了草地干扰的自然因子和人为因子及草地各组分对干扰的反映, 特别是该书有关干扰与遗传的内容非常新颖。

另据通信知, Mooney 和 Godron 正在编辑《Ecosystem and Disturbance》一书的第二版。

1994年, 周道玮和祝廷成研究总结了干扰因子发生作用规律, 在实验基础上提出了“0-1”干扰生态理论, 并进一步论述了环境因子划分方案,

总结了干扰因子存在发生的最佳三原则^[3]。

本讲义全面综述了扰动生态学的研究进展。

2.5 研究干扰的意义

因为生态系统并不总是“风和日丽”，而是至少每年都存在风雨交加，狼烟四起，洪水四溢的干扰作用，并且生态系统对这些干扰作用具有“自我恢复”和“自我愈合”的能力，因此，研究干扰因子的自然生态作用，可以深刻揭示生态系统的存在与发展机理，完善理解生命体的存在，仅研究“沉默平静”的生态系统能算完全的生态系统吗？同时，许多干扰因子具有可以掌握利用的工具属性，因此，研究干扰因子更重要的是还可以提供管理修饰生态系统的工具，即人为有目的地施加某些干扰，通过生态系统自我愈合恢复或产生畸形适应，实现最高生态效益或最佳经济效益，利用自然工具管理自然不是最自然的吗？另外，因为许多干扰因子具有特殊的经济灾害属性，因此，全面研究理解干扰因子的自然作用和存在发展规律及其发生行为，对于防灾减灾并进行综合灾害管理与生态系统管理具有重要的实践意义。计划火烧(prescribed burning)是火干扰理论在生产中成功应用的范例。

2.6 扰动生态学基本理论框架

扰动生态学=生物+干扰因子，即研究干扰因子与生物关系的生态学分支学科。基本研究内容如下：

- (1) 特定生态系统的干扰因子类型、干扰状况和干扰体系，即干扰因子及其存在规律和发生行为。
- (2) 生物个体对干扰的适应行为及其机制。
- (3) 生态系统各组分对干扰的反映。
- (4) 干扰与生态系统的发展进化。
- (5) 干扰在管理中的应用。

2.7 结束语

近 20 年来，人为和自然产生的干扰已广泛引起生态学家的注意，一些国际著名生态研究机构也在致力于研究，近期的几本著作使这一主题研究升温到极点。这种注意被人们的认识所启发，尽管有时不是有意义的，而是感到研究种群或群落对干扰的反映(response to disturbance)比研究它们的静态平衡(equilibrium)更能深刻理解种群或群落的功能。

诸多研究对象一直受到自然干扰及人类有意或无意干扰，典型的研究虽包括精细设计考虑的处理控制，但不能与受过干扰的对象进行比较讨论。干扰是有效的普通生态及遗传生态研究工具，用此可以研究揭示种群或群落的基本过程，亦是生态系统的有效管理工具，用此可以调控生态系统发展出即符合自然又符合人类需要的变化。

参考文献

- 1 马世骏. 现代生态学透视. 北京: 科学出版社, 1990. 300~309
- 2 周道玮, 祝廷成. 羊草草甸草原枯落物生态效应的研究: 最佳积累量与“0~1”扰动理论. 中国博士后首届学术大会论文集(下册). 北京: 国防工业出版社, 1993. 1736~1739
- 3 周道玮. 环境生态因子划分方案的探讨. 干旱区资源与环境, 1995. 87~93
- 4 Anderson D.J. Studies on the structure in plant communities. IV. Cyclical succession in *Dryas* communities from north west iceland. *J. Ecol.*, 1967, 55: 629~635
- 5 Bazzaz F.A. Characteristics of populations in relation to disturbance in nature and man-modified ecosystem s. In Borm ann F.H. and G.E. liken (eds). *Patten and process in a forested ecosystem*. Springer-Verlag, New York, 1983, 259~275
- 6 Buell M.F. and H.F. Buell. Moat bogs in the Itasca Park aera Minnnesota. *Bull Torrey Bot Club*, 1975, 102: 6~9
- 7 Carvel K.L. et al. Effects of glaze on the development of Appalachian hardwoods. *J For*, 1957, 55: 130~132
- 8 Cline A.C. and S.H. Spurr. The virgin upland forest on central New English: A study of old growth stands in the Pisgah Mountain section of southwestern New Hampshire. *Harw For Bull*, 1942, 21: 58.
- 9 Ehrlich P.R. et al. Westher and “regulation” of subalpine populations *Ecology*, 1972, 53: 243~247
- 10 Gardiner L.M. Insect attack and value loss in wind-damaged spruce and jack pine stands in northern Ontario. *Can. J For Res*, 1975, 5: 387~398
- 11 Gill A.M. Plant traits adapted to fires in Mediterranean land ecosystem. Pages 17-26 in H Monney and C E Conrad (eds.). *Proceedings of the symposium on the environmental consequences of fire and fuel management in Mediterranean ecosystems*. USDA For Serv Gen Tech Rep, 1977. 3
- 12 Grime J.P. *Plant Strategies and Vegetations Processes*. Whiley Chichester, 1979. 15
- 13 Grubb J.P. Plant populations in relation to habitat, diturbance and competition: Problems of generalization. *The Population Structure of Vegetation*. *Handbook Vegetation Sciense*, 1985(3): 595~621
- 14 Harper J.L. *Population biology of plants*. Academic Press, New York, 1977. 22
- 15 Henry J.D. and J.M. A Swan Reconstructing forest history from live and dead plant material-Anapproach to the study of forest succession in southwest New Hampshire. *Ecology*, 1974, 55: 772~783

- 16 Hensel R.L. Recent studies on the effect of burning on grassland vegetation. *Ecology*, 1923, 4: 183~188
- 17 Knapp R. *Vegetation Dynamics*. Dr W Junk, The Hague, 1974. 58
- 18 Loucks O L. Analysis of perturbation in ecosystems. In O L Loucks (eds.). *the study of species Transiens, Their Characteristics and Significance of Natural Resource Systems*. Inst Ecol, Indianapolis, 1975. 4~7.
- 19 Mooney H A and M Godron. *Disturbance and Ecosystems*. Springer-Verlag, 1983. 55
- 20 Mutch R W. Wildland fires and ecosystems ahypothesis. *Ecology*, 1970, 51: 1046~1051
- 21 Odum E P. *Fundamentals of Ecology*. 3rd ed. Saunders, Philadephia, 1971. 60
- 22 Pickett S T A et al. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, 1985. 13
- 23 Price L W. Vegetation microtopography and depth of active layer on different exposures in subarctic alpine tundra. *Ecology*, 1971, 52: 638~647
- 24 Rapport D J et al. Ecosystem behavior under stress. *Amer Nat*, 1985, 125: 617~640
- 25 Raup H M. Vegetational and justment to the instability of site. *Un Conserv Nature Nat Resources*, Edinburgh, 1957 (6): 36~48
- 26 Raup H M. Species versatility in shore habitats. *J Arnold Arbor Harv Univ*, 1975, 55: 126~165
- 27 Rykiel Jr E J. Towards a definition of ecological disturbance. *Austr J Ecol*, 1985, 10: 361~365
- 28 Selye H. The evolution of the stress concept. *Amer Sci*, 1973, 61: 692~699
- 29 Shafi M I and G A yarranton. Diversity floristic richness and species evenness during a second (post-fire) succession. *Ecology*, 1973, 54: 897~902
- 30 Silberbauer Gottsberger I et al. Forst damage of Cerrado plants in Botucatu, Brazil, as related to the geographical distribution of species. *Biotropica*, 1977, 9: 253~261
- 31 Sousa W P. The role of disturbance in natural communities. *Ann Rev Ecol Syst*, 1984, 15: 353~391
- 32 Van Andel. *Disturbance in Grassland*. Dr W Junk publishers, 1987. 50~75
- 33 White P S and Pickett S T A. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. New York: Acad Press, 1985. 3~13
- 34 Wright H A et al. *Fire Ecology*. Wiley and Sons, 1981. 28~47
- 35 Zedler P H and T A bert. Shrub seedling establishment and survival following an unusual September rain in the Colorado desert. *Abstract in Bull Ecol Soc Am*, 1977, 58(2): 47

- 35 李继侗. 植物地理学, 植物生态学和地植物学发展, 科学出版社. 1958.
- 36 钱钢. 唐山在地震, 解放军出版社. 1987.
- 37 阳含熙. 生态学的过去、现在和未来, 自然资源学报, 1989, 4(4):355-361.
- 38 沃尔特, H. 世界植被(中科院植物所译, 1984), 科学出版社. 1979.
- 39 周道玮, 草原火烧影响, 中国草地, 1991.
- 40 周道玮, 羊草草原火生态学研究, 东北林业大学博士学位论文, 1992.
- 41 祝廷成, 植物生态学, 高等教育出版社, 1988.
- 42 于光远, 灾害经济学, 经济出版社, 1986.
- 43 Chandler. C. et al, Fire in Forcstry, I, Wiley & Sons. 1983.
- 44 Daubenmire, R., Plants and Enviroment, Wiley & Sons. 1947.
- 45 Daubenmire, R., Plants and Enviroment, 2nd, Wiley & Sons. 1959.
- 46 Daubenmire, R., Plants and Enviroment, 3nd, Wiley & Sons. 1974.
- 47 Dajoz, R. 生态学概念(张绅等译, 1981), 甘肃人民出版社, 1972.
- 48 Etherington, J, R. 环境和植物生态学(曲仲湘等译, 1989), 科学出版社, 1982.
- 49 Odum, E. 生态学基础(孙濡泳等译, 1981), 人民教育出版社, 1971.

自然群落中的干扰作用

一、前言

所有自然群落都具有二项基本特征。

1. 它们都是动态系统。种群年龄和结构随时间变化, 种类相对丰度亦如此, 局部死亡更普遍(Connell 和 Sousa, 1983)。就许多群落而言, 自繁殖状态(Self-reproducing state)可能仅存在于相对大空间范围内的中等条件下, 甚至这也还需要严格证明(Connell 和 Slatyer, 1977)。几十年前, 许多林学家(Jones, 1945; Raup, 1957)就表达了小空间范围内几乎很难达到平衡(equilibrium)的观点。人们可能争论认为, 在自然系统中不断应用顶极概念仅是空泛理论的简单练习(Cottam, 1981)。这种观点似乎极端, 因为主要气候波动常发生在短于群落达到竞争平衡所需的时间间隔内, 或短于种类改变地理分布所需的时间间隔内(Amundson 和 Wright, 1979; Botkin 和 Sobel, 1975; Davis, 1981; Green, 1982; Holbrook, 1977)。这种类型的气候波动影响大面积的生态格局, 有时波及整个陆地。自然群落中其它短暂变化因子在小空间范围内有广泛作用(Dayton 和 Tegner, 1984; Wiens, 1984)。

2. 自然群落皆为空间异质性群落, 这一结论在任何尺度范围内都正确(Wiens, 1984), 区域尺度范围内也如此(区域:指包含一个以上有拓殖能力的斑块的地区)。在任何陆地或海域, 人们可以通过鉴定种群空间分布间断而观察到斑块镶嵌(Paine 和 Levin, 1981; Pickett, 1976; Pickett 和 Thompson, 1978; Watt, 1947; Whittaker 和 Levin 1977; Wiens, 1976)。仔细观察, 常会发现同龄个体的更小尺度斑块网络(Patchwork)(Heinselman, 1973, 1981; Jones, 1945; Oliver, 1981; Stewart 和 Veblen, 1982; Tande, 1979; Veblen, 1979; Veblen, 1984; Veblen 和 Ashton, 1978; Veblen 等, 1981; White, 1979; Woodin, 1976)。

间断的斑块边界有时表现特定种类对物理环境骤变梯度的反映。此类反映说明自然群落中仅有小部份的空间异质性。甚至在背景物理条件相对均匀的立地, 个体的定居、生长、繁殖和存活的机会也有空间变化, 这表明生物相互作用强度、资源有效性和微气候条件有变化。可定居的“安全立地”(Safe sites; Harper, 1977)的密度的时空变化仅可以部份说明种群统计的局部差异。繁殖体的有效性有时也限制定居率(Hartshorn, 1978; Horn, 1981; Underwood