

# 生态交错带与生物多样性\*

王庆锁 王襄平 罗菊春<sup>1)</sup>

(北京林业大学林业资源与环境学院, 北京 100083)

冯宗炜<sup>2)</sup>

(中国科学院生态环境研究中心, 北京 100080)

李经天<sup>3)</sup>

(河北省塞罕坝机械林场, 承德 068400)

马玉华 苏玉华<sup>4)</sup>

(河北省承德市塞罕坝气象局, 承德 068400)

**摘 要** 自从生态交错带提出以来,许多生态学家对它与生物多样性之间的关系进行了研究,大量的事实显示出生态交错带富于生物多样性,但一些数据也相当模糊。生态交错带的管理和生物多样性保护是一项有意义而紧迫的工作。

**关键词** 生态交错带,生物多样性

**Ecotones and biodiversity/Wang Qingsuo, Wang Xiangping, Luo Juchun, Feng Zongwei, Li Jingtian, Ma Yuhua, Su Yuhua//CHINESE BIODIVERSITY. —1997 5(2) 126~131**

The relationships between ecotones and biodiversity have traditionally caught the interest of many ecologists. Widespread evidence and theoretical arguments indicate that the ecotones are characterized by high biological diversity. Management of the ecotones and protection of their ecotonal biodiversity are important.

**Key words** ecotone, biodiversity

**Author's address** 1)Forestry Resources and Environment College, Beijing Forest University, Beijing 100083

2) Research Centre of Eco-Environment, Academia Sinica, Beijing 100080

3) Saihanba Mechanical Forest Farm, Chengde, Hebei 068400

4) Saihanba Meteorological Station, Chengde, Hebei 068466

20 世纪初, Clements<sup>[1]</sup>首先使用生态交错带(ecotone)术语,他把生态交错带看作是两个群落相连接的应力区。在这个区,相邻两个群落的主要物种达到了它们的分布界限。后来,野生动物学家 Leopold<sup>[2]</sup>注意到在生态交错带内物种种类和个体数比邻近的系统要多,从而提出著名的“边缘效应”(edge effect)思想。Odum<sup>[3]</sup>吸收前人的成果,在《生态学基础》教科书中,对生态交错带的定义是:两个或多个不同群落之间的过渡区,它是一种交互区或应力区,比毗邻的群落要狭窄,在生态交错带群落,通常包括各个交错群落的许多生物有机体,另外,还包括具有生态交错带特征而通常又被限制在生态交错带的生物有机体,生态交错带中的物种数目,及一些种的密度要比相邻的群落要大。但是到这时及其以后的十几年,生态学家对生态过

渡带很少给予重视。本世纪 80 年代中以来,随着淡水生态学和景观生态学的发展,推动了生态交错带的研究。1987 年 1 月,在法国巴黎召开的一次会议对生态交错带的定义是:“相邻生态系统之间的过渡带,其特征由相邻生态系统之间相互作用的空间、时间及强度所决定”<sup>[4]</sup>。此概念与 Clements 和 Odum 有所不同,它强调了时间和空间尺度及与相邻生态系统的相互作用及其强度,它把生态过渡区(transition zone)、景观边界(landscape boundary)等同,其内涵比以前的要深刻和丰富得多,这个一般性的定义成为生态交错带研究的理论基础。生态交错带对生物多样性有影响,许多生态学家对它进行了研究。

## 1 生态交错带富于生物多样性

生态交错带一个重要的特征就是具有较高的生物多样性,这可从不同尺度不同类型的生态交错带显示出来。

### 1.1 中小尺度生态交错带

**1.1.1 森林边缘** 天然或人为的森林边缘,象森林-草地、森林-牧场、森林-农田,森林-弃耕地等,植物和动物多样性高。

林缘地带的植物种类异常丰富,如我国大兴安岭森林边缘,具有呈狭带状分布的林缘草甸,每平方米的植物种数达到 30 种以上,明显高于其内侧的森林群落和外侧的草原群落<sup>[5]</sup>。

鸟类在林缘的富集程度最为显著。有的研究表明,林缘地带鸟的种类较多<sup>[6]</sup>,如美国伊利诺斯州森林边缘登记的鸟有 72 种,而森林内部仅有 14 种。有的研究显示出在林缘处鸟的密度较高<sup>[7]</sup>。有的研究还表明鸟巢密度受林缘影响,Gates 和 Gysel<sup>[8]</sup>发现鸟巢数的增加与距林缘的距离负相关。林缘地带鸟的增多,必然吸引其捕食者。虽然捕食者捕食的猎物并不完全与猎物密度成正比率,但捕食者的活动在接近林缘不连续生境时加强<sup>[9]</sup>,致使幼鸟的成活率降低<sup>[8]</sup>。Bider<sup>[10]</sup>还观察到小型哺乳动物象红松鼠、东部金花鼠和黄鼠狼等在林缘活动很强。他认为,森林边缘可能是个生态障碍,此障碍引起动物平行于林缘运动。此机制可解释动物在交错带活动增强的现象。生态交错带的形状也对植物和动物有影响<sup>[11]</sup>。例如,在凹的林缘,树木外侵的茎数是凸林缘的 2.5 倍,白尾鹿对植物的啃食集中在林缘 10 m 范围内,在不同形状的地方无多大差别,但是,在远离林缘处,对着凹林缘的地方,啃食强度高。

**1.1.2 森林-森林生态交错带** 不同森林类型间的生态交错带,生物多样性研究不多。Terborgh<sup>[12]</sup>在秘鲁对鸟的物种多样性进行了研究,其多样性最高值出现在低云雾林。在山地雨林-云雾林生态交错带,47 种鸟终止了分布<sup>[13]</sup>。

**1.1.3 高山树线** 也是一种广泛分布的生态交错带,往往仅有一种树木生长在树线附近。这样,树线种群不仅成为单种型,而且基因型也许会一样<sup>[14]</sup>。Tigerstedt<sup>[15]</sup>发现,在树线附近云杉个体基因位点趋向同型结合子。但是,种群个体的基因型变化很大,从而保持种群等位基因的多样性。

**1.1.4 海岸带** 包括浪击带、潮间带和浅海水域。这里植物种类多,净初级生产力高。由于食物丰富(还包括陆地径流带来的有机质)和近陆地带的生境多样,海洋动物最为丰富,这里是海洋鱼类的主要活动场所和一些远洋鱼类的产卵地,为重要的渔场所在地。在我国近海水生动物繁多,仅海洋鱼类就达 1500 多种<sup>[16]</sup>。

**1.1.5 河岸带** 它往往形成物种的富集区,世界许多地方的研究都显示出高的河岸维管植物多样性。例如,Nilsson<sup>[17]</sup>报导 13% 的瑞典维管植物沿单一河流廊道出现,在亚马逊河流域,有 20% 的树种分布于受定期洪水影响的沿岸森林带<sup>[18]</sup>。其原因可能与洪水的强度和频

度、河岸土壤地形的微小变化、河流从低到高或横穿生物群区( biome )的气候变化、高地生境对河岸的干扰及植物的迁移有关<sup>[19]</sup>。

多数存在天然河漫滩的河流具有丰富多样的鱼类种群,支持着内陆富饶的渔业<sup>[20]</sup>。季节性的洪水淹没,使得河漫滩为鱼类的栖息提供了丰富的生境。河边植被及水中的植被浮岛保护了幼鱼或那些专栖于植被的小鱼。在洪水泛滥季节许多鱼适应在河岸带产卵,而有些鱼利用洪水泛滥获取食物。在河岸内废弃的河道,具有高的初级生产力,它与主河道有联系,可成为洪水期主河道鱼类的避难所。在热带雨林,各种各样的鱼依靠河漫滩森林定期的淹没。Bailey<sup>[21]</sup>强调:洪水泛滥区对保持非洲中部扎伊尔河的鱼类多样性和生产力具有重要性。在东南亚湄公河下游,许多虾和鲇在淹没区产卵、生长和哺育<sup>[22]</sup>。亚马逊河流域中部岸边的森林是鱼类的主要食物,从而使这些河流具有高的鱼类种群。河岸的低草地,河漫滩小水泡也是鱼类重要的生境,河岸灌木的枝条和根为鱼类提供了食源和避难所。

河岸带对两栖类和爬行类尤为重要,沿河道、天然河漫滩,特别是河漫滩湖泊和小水泡,两栖类和爬行动物特别丰富。例如,在澳大利亚 Murray 河,长颈龟喜好河岸沼泽地和河漫滩,几种蛙严格局限于河流廊道<sup>[23]</sup>。依赖于水陆交界面的哺乳动物如水獭、河马沿天然河流广泛分布。水牛沿 Zambizi 河漫滩生长<sup>[24]</sup>。

鸟是水陆交错带的一个象征。许多鸟的生活周期与洪水泛滥密切相关<sup>[20]</sup>。幼鸟抚养经常出现在洪水退却,小鱼丰富时。澳大利亚内陆回水湖对许多水禽极为重要,因为洪水泛滥与水禽繁殖同期<sup>[25]</sup>。加拿大北部的河岸生境在干旱季节对水禽特别重要,这些地段给许多鸟提供了庇护区和繁殖地<sup>[26]</sup>。

草地河漫滩在洪水退后的干旱季节,为许多草食动物(包括它们的捕食者)提供了适宜的生境,它们以众多的数目利用这些地段<sup>[27]</sup>。

河岸生境往往支持某些最丰富的陆地脊椎动物种类<sup>[28]</sup>,特别是在干旱区,它可作为相邻生态系统的物种或基因库。例如, Szaro 和 Jakle<sup>[29]</sup>对美国亚利桑那州中部荒漠干河床、邻近高地及两者之间的河岸带的鸟类群落进行了研究,结果表明:在河岸鸟的密度最大,是有意义的物种分布源,23~33%的河岸鸟在荒漠干河床发现,7~15%出现在邻近高地。相反,仅有0.1~1.5%的荒漠鸟出现在河岸群落。狭窄的河流,虽然河岸很窄,但水陆交错带对野生生物也很重要。

**1.1.6 湖岸带** 在湖岸生态交错带,有各种各样的植物。邻近水体以巨叶植物为主,还有许多乔木、灌木和草本植物,以及一些藻类侵入各种各样的基质,净初级生产力很大。

湖岸生态交错带对定栖鸟和迁移鸟很重要。许多鸟适应湖岸特定的植被区,利用不同的植被层筑巢或摄食。在邻近水体的湿地,存在丰富的哺乳动物种群。例如, Pelikan<sup>[30]</sup>在 Nesyt 鱼塘的芦苇沼泽发现 31 种哺乳动物。麝鼠在一些湖岸带密度很高,它以大量的巨叶植物为食和营筑兽穴。Kozakiewicz<sup>[31]</sup>发现小型哺乳动物经常居住在湖岸生境。湖岸还成为许多鱼的栖息、产卵、哺育及摄食地。

**1.1.7 湿地生态交错带** 地处极端水分条件之间,具有高的植物多样性。Burk<sup>[32]</sup>在美国新英格兰州内陆淡水沼泽发现湿地-水体交错带植物多样性最低,沼泽中部较高,湿地-高地交错带最高。类似的结果还发现于美国东北几个潮汐沼泽<sup>[33]</sup>和东南 Dismal 大沼泽<sup>[34]</sup>。

湿地和湿地生态交错带为许多动物的栖息地,可作为鸟的繁殖地和迁移途中的停留地。

另外, Rusek<sup>[35]</sup>还研究了土壤有机体在生态交错带的分布。

**1.2 大尺度生物群区生态交错带**

生物群区生态交错带对研究生物多样性具有特定的价值。例如,在这些区期望有高的生物多样性<sup>[36]</sup>,其原因是:在生物群区生态交错带,会有新的微观生境,导致有高的物种多样性;生物群区生态交错带的位置相对稳定,允许物种有适当的时间散布和定居;生物群区生态交错带的范围大,与小尺度的生态交错带相比,允许较高的生物多样性。美国 Sevilleta 国家野生动物保护区地处 4 个主要生物群区跨度的过渡地带,物种多样性高,有 737 种(或亚种)植物、75 种哺乳动物、207 种陆地鸟、59 种爬行动物和 16 种两栖动物。

与此相反,Neilson 等<sup>[37]</sup>则认为,在接近生物群区交错带, $\alpha$ -多样性变小,但  $\beta$ -多样性增加。在我国荒漠草原生态交错带植物种( $10 \sim 12$  种  $\cdot m^{-2}$ )低于典型草原( $15 \sim 22$  种  $\cdot m^{-2}$ ),高于荒漠<sup>[38]</sup>。

上述大量的事实显示出生态交错带富于生物多样性,但这并不意味着所有的生态交错带生物多样性一定高。空间和时间波动极大的生态交错带,物种相对较小<sup>[39]</sup>。一般来说,地处环境条件突然变化的生态交错带(如河岸带)或层次结构急剧变化的生态交错带(如森林边缘),生物多样性高。地处环境条件逐渐变化的生态交错带, $\alpha$ -多样性是渐变的,但  $\beta$ -多样性在交错带增加。研究  $\beta$ -多样性可客观地量度生态交错带的宽度、强度及动态特征<sup>[40]</sup>。它不仅适用于生物群区尺度,也适用于较小的尺度,对研究生态交错带生物多样性意义很大。

## 2 生态交错带的管理和生物多样性保护

人类活动强烈地改变了自然景观格局,引起生态交错带的变化和生物多样性降低。加强生态交错带的管理和生物多样性保护非常重要。

农业生产把异质的自然景观,变成大范围同质的人为景观,缩短了自然生态交错带,扩展了人为生态交错带,改变了原有的优势物种,破坏了生态关系,引起农田害虫大发生。

人类砍伐森林,导致森林景观的破碎,其大部分面积变成生态交错带或边缘,此过程对森林鸟类和哺乳动物影响很大。如北美东部落叶林的破碎,使得与森林内部有关的动物减少,相反那些林缘栖息的种类其多度增加<sup>[41]</sup>。究其原因是:森林的破碎,使得森林内部的动物赖以生存的环境丧失,这些动物将被林缘或开阔地的种类代替。同样,森林内部的捕食者在无林地和林缘减少,而适应性广的捕食者增加<sup>[42,43]</sup>。Blake 和 Karr<sup>[44]</sup>认为生态交错带群落中鸟的增加与林地大小和林地边缘的比例相关。当森林斑块破碎到无真正森林内部环境时,导致物种减少,甚至导致许多物种的灭绝。森林的管理和经营要考虑林地大小。营造人工林,要建混交林。单一树种的大面积纯林,生物多样性低,易罹病虫害。

河道的通航,河岸的防护,沿岸农业及城市化都直接间接地影响河岸生态交错带的格局。为了河道通航,常常清除河道中的倒树、砾石、沙滩等,还要截弯取直,使得河岸带缩短,生境简单化,致使河流生物多样性降低,从而影响到内陆渔业的生产。清除近岸植被,大大减少河流无脊椎动物和鱼类生产,而且还会引起河岸侧向侵蚀,加速其不稳定性。河道的通航还引起外来物种沿河岸分布并溯河而上<sup>[45]</sup>。认识到河岸的作用,人类开始恢复自己所影响的河岸生态交错带<sup>[46]</sup>,并产生了一定效果。河流洪水泛滥在某种程度上有益于内陆河流渔业<sup>[27]</sup>。但是,洪水的泛滥也会给蝗虫的大发生创造特殊的边缘生境,因为洪水发生后,草滩落地镶嵌,温湿变幅大,易患蝗虫。我国解放前 2500 年黄河 26 次较大改道,有 23 次在改道流域发生蝗灾<sup>[47]</sup>。解放后,科学工作者摸索出蝗虫的这种习性,采取一系列根除边缘效应的措施,控制了蝗灾。

人工水库延伸了生态交错带,这种人为工程对生物多样性保护具有重要性。在水库边建

造人工泻湖和水中人工浮岛已成功地应用于水禽生境的保护<sup>[48]</sup>。人工运河是洼地景观的重要组成部分,在干旱区特别重要,可导致中生、水生、沼生植物的出现。

生物多样性保护要考虑到生态交错带与邻近系统的相互作用及联系,不应把生态交错带单独隔离开来,保护不应以个别物种,而应保护物种生存的环境为目标。

## 参 考 文 献

- 1 Clements F E. Research methods in ecology. Nebraska : University Publishing Company , 1905
- 2 Leopold A. Game management. New York : Charles Scribner's Sons , 1933
- 3 Odum E P. Fundamentals of ecology ( Second edition ). Pennsylvania : W B Saunders Company , 1971
- 4 Holland M M. SCOPE/MAB technical consultations on landscape boundaries : report of a SCOPE/MAB workshop on ecotones. *Biology International* ( Special Issue ) , 1988 , **17** : 47 ~ 106
- 5 李博主编. 普通生态学. 内蒙古大学出版社 , 1990
- 6 Johnston V R. Breeding birds of the forest edge in east-central Illinois. *Condor* , 1947 , **49** : 45 ~ 53
- 7 Johnston D W. High density of birds breeding in a modified deciduous forest. *Wilson Bulletin* , 1970 , **82** : 79 ~ 82
- 8 Gates J E , L W Gysel. Avian nest dispersion and fledging success in field-forest ecotones. *Ecology* , 1978 , **59** ( 5 ) : 871 ~ 883
- 9 Norman R F , R J Robertson. Nest-searching behavior in the Brown-headed Cowbird. *Auk* , 1975 , **92** : 610 ~ 611
- 10 Bider J R. Animal activity in uncontrolled terrestrial communities as determined by a sand transect technique. *Ecological Monographs* , 1968 , **38** : 269 ~ 308
- 11 Forman R T T , P N Moore. Theoretical foundations for understanding boundaries in landscape mosaics. In : A J Hansen , F di Castri ( eds. ) , *Landscape boundaries : consequences for biotic diversity and ecological flows* , New York : Springer-Verlag , 1992 : 236 ~ 258
- 12 Terborgh J. Bird species diversity on an Andean elevational gradient. *Ecology* , 1977 , **58** : 1007 ~ 1019
- 13 Terborgh J. The role of ecotones in the distribution of Andean birds. *Ecology* , 1985 , **66** ( 4 ) : 1237 ~ 1246
- 14 Slatyer R O , I R Noble. Dynamics of montane treelines. In : A J Hansen , F di Castri ( eds. ) , *Landscape boundaries : consequences for biotic diversity and ecological flows* . New York : Springer-Verlag , 1992 : 346 ~ 359
- 15 Tigerstedt P M A. Genetic adaptation of plants in the subarctic environment. *Holarctic Ecology* , 1979 , **2** : 264 ~ 268
- 16 中国科学院《中国自然地理》编辑委员会. 中国自然地理( 海洋地理 ). 北京 : 科学出版社 , 1979
- 17 Nilsson C. Conservation management of riparian communities. In : L Hansson ( ed. ) , *Ecological principles of nature conservation* . London : Elsevier Applied Science , 1992 : 352 ~ 372
- 18 Kalliolia R , J Salo , M Puhakka , M Rajasilta. New site formation and colonizing vegetation in primary succession on the western Amazon floodplains. *Journal of Ecology* , 1992 , **79** : 877 ~ 901
- 19 Naiman R J , H Decamps , M Pollock. The role of riparian corridors in maintaining regional biodiversity. *Ecological Application* , 1993 , **3** ( 2 ) : 209 ~ 212
- 20 Welcomme R L. Fisheries ecology of floodplain rivers. London : Longman , 1979
- 21 Bailey R G. The Zaire system. In : B R Davies , K F Walker ( eds. ) , *The ecology of river systems* , Netherlands : Dr W Junk , Dordrecht , 1986 : 201 ~ 214
- 22 Pantulu V R. The Mekong River system. In : B R Davies , K F Walker ( eds. ) , *The ecology of river systems* . Netherlands : Dr W Junk , Dordrecht , 1986 : 695 ~ 720
- 23 Walker K F. The Murray-Darling River system. In : B R Davies , K F Walker ( eds. ) , *The ecology of river systems* . Netherlands : Dr W Junk , Dordrecht , 1986 : 631 ~ 660
- 24 Davies B R. The Zambesi River system. In : B R Davies , K F Walker ( eds. ) , *The ecology of river systems* . Netherlands : Dr W Junk , Dordrecht , 1986 : 225 ~ 268
- 25 Frith H J. Water flow in Australia. Sydney : Reed , 1977
- 26 Kellerhals R , D Gill. Observations on the potential downstream effects of large storage projects in northern Canada. *Transactions of the Eleventh International Congress of Large Dams* , 1973 , **1** : 731 ~ 754
- 27 Petts G E. The role of ecotones in aquatic landscape management. *Man and the Biosphere series* , Paris : UNESCO 1990 , **4** : 227 ~ 261
- 28 Carothers S W , R R Johnson , S W Aitchison. Population structure and social organization of southwestern riparian birds. *American Zoologist* , 1974 , **14** : 97 ~ 108
- 29 Szaro , R C , M D Jakle. Avian use of a desert riparian island and its adjacent scrub habitat. *Condor* , 1985 , **87** : 511 ~ 519
- 30 Pelikan J. Mammals in the reedswamp ecosystem. In : D Dykyjova , J Kvet ( eds. ) , *Pond littoral ecosystems : structure and functioning* . Berlin : Springer-Verlag , 1978 : 357 ~ 365

- 31 Kozakiewicz A. Lakeside communities of small mammals. *Acta Theriologica* , 1985 , **30**( 9 ) :171 ~ 191
- 32 Burk C J. A four year analysis of vegetation following an oil spill in a freshwater marsh. *Journal of Applied Ecology* , 1977 , **14** :515 ~ 522
- 33 Senerchia-Nardone P , A Reilly , M M Holland. Comparison of vascular plant zonation at Iona Island Marsh ( Hudson River estuary ) and Lord's Cove Marsh ( Connecticut River estuary ). New York : New York State Department of Environmental Conservation , 1986 , 1 ~ 35
- 34 Carter V , P T Gammon , M K Garrett. Ecotone dynamics and boundary determination in the Great Dismal Swamp. *Ecological Application* , 1994 , **4**( 1 ) :189 ~ 203
- 35 Rusek J. Distribution and dynamics of soil organisms across ecotons. In : A J Hansen , F di Castri ( eds. ) , *Landscape boundaries : consequences for biotic diversity and ecological flows*. New York : Springer-Verlag , 1992 , 196 ~ 214
- 36 Gosz J R. Ecological functions in a biome transition zone : translating local responses to broad-scale dynamics. In : A J Hansen , F di Castri ( eds. ) , *Landscape boundaries : consequences for biotic diversity and ecological flows*. New York : Springer-Verlag , 1992 , 55 ~ 75
- 37 Neilson R P , G A King , R L DeVelice , J M Leniham. Regional and local vegetation patterns : the responses of vegetation diversity to subcontinental air masses. In : A J Hansen , F di Castri ( eds. ) , *Landscape boundaries : consequences for biotic diversity and ecological flows*. New York : Springer-Verlag , 1992 , 129 ~ 149
- 38 中国科学院内蒙古宁夏综合考察队. 内蒙古植被. 北京 : 科学出版社 , 1985
- 39 van der Maarel E. On the establishment of plant community boundaries . *Ber Deutsch Bot Ges Bd* , 1976 **89** :415 ~ 443
- 40 Delcourt P A , H R Delcourt. Ecotone dynamics in space and time. In : A J Hansen , F di Castri ( eds. ) , *Landscape boundaries : consequences for biotic diversity and ecological flows*. New York : Springer-Verlag , 1992 , 19 ~ 54
- 41 Whitcomb R F , C S Robbins , J F Lynch , B F Whitcomb , K Klimkiewicz , D Bystrak. Effects of forest fragmentation on avifauna of the eastern deciduous forest. In : R L Burgess , D M Sharpe ( eds. ) , *Forest island dynamics in man-dominated landscape*. New York : Springer-Verlag , 1981
- 42 Wilcove D S. Nest predation in forest tracts and the decline of migratory songbirds. *Ecology* , 1985 , **66** :1211 ~ 1214
- 43 Small M F , M L Hunter. Forest fragmentation and avian nest predation in forested landscapes. *Oecologia* , 1988 , **76** :62 ~ 64
- 44 Blake J G , J R Karr. Breeding birds of isolated woodlots : area and habitat relationships. *Ecology* , 1987 , **68** :1724 ~ 1734
- 45 Decamps H. River margins and environmental change. *Ecological Application* , 1993 , **3**( 3 ) :441 ~ 445
- 46 Sedell J R , R J Steedman , H A Regier , S V Gregory. Restoration of human impacted land-water ecotones. In : M M Holland , P G Risser , R J Naiman( eds. ) , *The role of landscape boundaries in the management and restoration of changing environments*. New York : Chapman , 1991
- 47 马世骏等, 中国东亚飞蝗区的研究. 北京 : 科学出版社 , 1965
- 48 Moore D E , A Diver. The conservation value of water supply reservoirs. *Regulated Rivers* , 1989 , **4**( 2 ) :203 ~ 212