边缘效应与生物多样性^{*}

廉振民 于广志

(陕西师范大学动物研究所, 西安 710062)

摘要 自从边缘效应提出以来,许多生态学家对它与生物多样性之间的关系进行了研究。大量的事实显示出边缘效应会表现出正效应或负效应,其结果并不完全一致。边缘效应的利用、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 边缘效应,生物多样性,丰富度,多度

Edge effect and biodiversity/ LIAN Zhen-Min, YU Guang-Zhi

Abstract The relationship between edge effects and biodiversity has been the focus of study of many ecologists since the concept of edge effects was proposed. A lot of evidences and theoretical arguments indicate that edge effects are characterized by positive or negative effects. The results varied. Application and management of the edge effects, as well as the protection of biodiversity are important and urgent.

Key words edge effect, biodiversity, richness, abundance

Author's address Institute of Zoology, Shaanxi Normal University, Xi'an 710062

长期以来,边缘效应被认为对一定种类的植物和野生生物的多度和多样性具有重要的影响(Harris,1988;Leopold,1933)。国内外众多的生态学者对边缘效应这种客观现象予以了广泛的关注,使之成为生态学乃至生物保护学中研究的热点之一。本文将60多年来有关边缘效应与生物多样性的研究进行了归纳和总结,并提出了自己的看法和观点。

1 边缘效应的概念、特征和机理

1.1 边缘效应的概念

早在本世纪70年代,野生动物学家Leopold(1993)就将在生态交错带内的物种种类和个体数目都比邻近生态系统里要多的这种现象,称为边缘效应(edge effect)。1942年,Beecher在研究群落的边缘效应长度与鸟类种群密度的关系后发现:在两个或多个不同生物地理群落交界处,往往结构复杂,出现了不同生境的种类共生,种群密度变化较大,某些物种特别活跃,生产力也较高,他把这种现象称之为边缘效应(Beacher,1942)。在此之后,许多生态学家因研究对象、目的和角度有所不同,故赋予边缘效应以不同的概念(Forman et al.,1986;Yahner,1988)。我国著名生态学家马世骏先生吸收前人的成果,将边缘效应的定义从单纯地域性概念进行了扩展,定义为:在两个或多个不同性质的生态系统(或其他系统)交互作用处,由于某些生态因子(可能是物质、能量、信息、时机或地域)或系统属性的差异和协合作用而引起系统某些组分及行为(如种群密度、生产力和多样性等)的较大变化,称为边缘效应(马世骏,1990)。

1.2 边缘效应的特征

边缘效应作为一种普遍存在的自然现象,具有其独特的特征。王如松和马世骏(1985)将

边缘效应的特征归纳为:边缘效应带群落结构复杂,某些物种特别活跃,其生产力相对较高;边缘效应以强烈的竞争开始,以和谐共生结束,从而使得各种生物由激烈竞争发展为各司其能,各得其所,相互作用,形成一个多层次、高效率的物质、能量共生网络。边缘效应有其稳定性,按边缘性质一般可分为动态边缘和静态边缘两种。动态边缘是移动型生态系统边缘,外界有持久的物质、能量输入,此类边缘效应相对稳定,能长期维持其高生产力;静态边缘是相对静止型生态边缘,外界无稳定的物质、能量输入(阳光、水分除外),此类边缘效应是暂时的,不稳定的。

1.3 边缘效应的机理

边缘效应的存在使边缘具有不同于栖息地内部的独有特征。对其作用机理王如松和马世骏(1985)曾有过探讨,他们认为导致边缘效应的机理在于边缘的加成效应、协合效应和集肤效应。

加成效应:任何生物在多维生态空间中占有一定的生态位。但由于环境条件的限制,生物的实际生态位与理想生态位(基础位)之间有差距,而边缘的加成效应的结果就是给物种提高实际生态位创造条件。

协合效应:在边缘地带各种生态因子并不仅仅是简单的加成关系,还有一种非加成性关系。任何物种对同一种生态因子的利用强度与其它生态因子的现有水平有关。对特定的物种来说,它们一旦与边界异质环境处于合适的生态位相“谐振”,各因子之间就会产生强烈的协合效应。

集肤效应:边缘地带是多种“应力”交互作用的地带,一般较各子系统更为复杂、异质和多变,信息量较丰富,因而刺激了各子系统中信息要求高的种群甚至外系统的种群向边缘区集结,此即集肤效应。

另外,他们还从热力学的观点对边缘效应的机理予以了解释。

2 边缘效应与生物多样性

早期的研究表明在生物交错带内生物富于多样性(Beecher, 1942; Leopold, 1933)。但随着近期栖息地片断化对生物多样性影响后果的关注,人们意识到边缘效应对野生生物有正负两方面的影响(马世骏, 1990; 王如松等, 1985; Alvares et al., 1988; Yahner, 1988)。

2.1 植物的边缘效应

边缘效应的概念就是基于不同植物群落之间生物的变异和密度增加而提出来的,即在不同植物群落边缘生物的变异和密度有增加的倾向。因此,有关植物的边缘效应的研究很多。有研究表明:在森林-农田的边缘效应带中,物种组成及群落结构与相邻生态系统内部差异很大,并且物种的密度和丰富度也比邻近群落要高;同时发现边缘效应在不同坡向上是有差别的(Fraver, 1994),南坡的边缘效应明显高于北坡,在南坡边缘效应可伸入林内 50 m 处,而在北坡则仅为 10 ~ 30 m。Luczaj 等人(1997)在森林-草地的边缘效应区对菌类植物、苔藓植物和灌木的丰富度的研究证实,边缘表现出明显的正效应。另有研究证明,林缘植物的多样性和多度较森林内部的要高(奚为民等, 1993; Casenace et al., 1995)。如奚为民等人(1993)对四川缙云山森林林窗边缘的研究结果表明,无论是处于亚热带针阔混交林中的林窗,还是处于常绿阔叶林中的林窗,以及在针阔混交林中处于不同发育阶段的林窗,其边缘皆由于边缘效应的作用而有增大物种多样性的趋势。而生态优势度的变化趋势表现了与物种多样性负相关的规律。具体而言,所有林窗边缘区都表现了较小的物种多样性值和较大的生态优势度值,而在林窗边

缘区上述两种组成结构数量指标则相反。例如:在针阔叶混交林前期,林窗样地中心区的植物物种平均数为 5.90 株/ m^2 。物种多样性指数和生态优势度分别为 1.000 和 0.691;而该时期林窗边缘区物种多样性指数明显高于林窗中心区。在对栖息地片断化的研究中发现,森林残留地呈现出正效应(Harrison,1997)。如对加里弗尼亚北部海岸木本群落的研究中发现,与连续林相比,片断地多样性低 32%,但多样性和多样性分别高 72%和 17%。

2.2 动物分布的边缘效应

2.2.1 脊椎动物分布的边缘效应 就动物而言,Gates 等(1989)认为边缘效应这一概念尤其适合于鸟类种群。由于边缘效应的影响,鸟类在边缘地带的富集度最为显著。有的研究表明在温带森林边缘处鸟类的多样性和密度要高于林地中心(Bider,1963)。就单一植被而言,在混合性栖息地面积当中鸟类物种数量多(Johnson et al.,1956)。其他研究者在观察中发现:在混合性栖息地或两个邻近生态系统边缘鸟类的密度较任一单一植被栖息地中的密度都要高(Lay,1938)。Larue 等(1995)的研究显示出类似的结果。如:加拿大东北部山区河边林中,林缘鸟类的丰富度和密度分别为 23.5 头/ km^2 和 437.5 头/ km^2 ,而林地中心相应指标则仅为 19.0 头/ km^2 和 348.2 头/ km^2 。林缘鸟类的增多,必然吸引其捕食者,虽然捕食者的数量并不完全与猎物的密度成正比,但捕食者的活动在接近林缘不连续生境时加强(Nouman et al.,1975),致使幼鸟成活率降低(Gates et al.,1989)。研究表明在林缘鸟的捕食率明显地较林中心要高,但潜在捕食者的种类和个体数却没有显著变化(Marini et al.,1995)。Frenske-Crawford 等人(1997)的研究表明“软边缘”(soft edge)较“硬边缘”(hard edge)拥有更高的捕食率。Andren 等(1988)认为这与边缘捕食者的集聚和巢演替密切相关,巢捕食率的高低与距林缘的距离呈负相关。

尽管上述大量事实显示出在边缘,鸟类呈现正效应,但这并不意味着所有的边缘鸟类的多样性一定高。Baldi(1996)对不同温度带中林缘鸟类的研究及 Thingstad(1995)对挪威中部鸟类边缘的研究都证实了这一点。研究发现,在边缘地带鸟类的密度和多样性不仅没有增加,反而低于林地中心。还有生态学者研究表明在林缘鸟类的捕食率会下降(Santes et al.,1992)。亦有实验证明生物多样性在林缘与林地中心在统计学上不存在明显的差异(Baldi,1996;Hanski et al.,1991)。

鸟类利用林缘的情况受到众多生态学家的关注,可是有关哺乳动物边缘效应的资料则很缺乏(Haske,1995)。但仍有一些学者在这方面作了一些有益的探索,如 Bider(1963)报道在森林-农田边缘的哺乳动物多样性较相邻的任一栖息地的都要高,并且观察到小型哺乳动物如红松鼠、东部金花鼠和黄鼠狼等在林缘的活动性很强。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的运动。此机制可解释动物在边缘地带活动增强的现象。Sekgorroane(1995)的研究除物种丰富度无变化外,其生物多样性也得到了相类似的结果。但也有观察表明在林缘及森林-农田交界处,小型哺乳动物的多样性和多度与栖息地内部无显著的差异(Goldingay et al.,1997;Heske,1995)。Mills(1995)对加里弗尼亚的红背田鼠的研究发现边缘呈负效应,他认为产生这种现象的原因在于小型哺乳动物有限的扩散能力导致其在栖息地内部有较高的密度。

2.2.2 无脊椎动物分布的边缘效应 边缘效应(或称为生态交错带效应)在最近几年中常与 SCOPE 方案中的“生态交错带”联系在一起讨论。就边缘效应而言,绝大部分是关于高等植物或脊椎动物的,有关无脊椎动物和土壤生物的资料较少(Hanel,1993)。

从昆虫学角度对边缘效应进行的研究很少。在对果蝇的研究中发现,在边缘的果蝇数量

和物种数都要比栖息地内部高(Toda,1992):在林缘果蝇的平均种数和个体数分别为34.8和811.6头/ m^2 ;在林地中心则仅为28.2和69.2头/ m^2 。经Aspin-Welch *t-test* 检验,表明二者之间存在显著的差异。同时发现在边缘与内部物种组成是不同的,从而指出林缘是果蝇由其它栖息地进入森林内部的通道。在对tube-maker的研究中观察到边缘呈正效应(Baldi,1996)。大量研究结果表明不同物种对边缘的反应模式是不同的(Lay,1938)。故Sisk和Margules(1993)指出生物对边缘地带没有一个典型的反应模式,从而提出6种假设的反应模式,并在以后的实验中验证了自己的假设。但在对蜚蠊目蜚科研究时发现边缘较内部要少1~2属的种类(French,1995)。

有关昆虫纲以外的其它无脊椎动物的现有资料(除水生无脊椎动物外)都表明边缘正效应(Goldingay et al.,1997; Sielicki et al.,1996; Sztrantowica,1995,1996)。

边缘效应对于生物多样性的研究和保护具有特定的价值,在这种特定的生境中期望有高的生物多样性。其原因是:在边缘地带会有新的微观环境,导致有高的生物多样性;边缘地带会为生物提供更多的栖息场所和食物来源,允许有特殊需求的物种散布和定居,从而有利于异质种群的生存,并增强了居群个体觅食和躲避自然灾害的能力,允许有较高的生物多样性。

3 边缘效应的利用、管理与生物多样性保护

人类活动强烈地改变了自然景观格局,引起栖息地片断化、栖息地的丧失和边缘数量的增加,对生物多样性产生了重要影响。加强边缘效应的利用和管理对生物多样性的保护有重要的意义。

栖息地片断化是景观破碎最明显的效应之一,致使边缘数量急剧增加。此过程对景观影响很大。不但对微观环境如光照强度、温度、湿度、风速等生态因子的改变有重要影响,而且对生物影响也很大,使得适宜于栖息地内部生物物种数量减少,而适宜于栖息地边缘生物生存。这主要是因为景观破碎使得森林内部的动物赖以生存的环境丧失,这些物种将被林缘或开阔地的物种代替。同样,森林内部的捕食者在无林地和林缘数量减少,而适应性广的捕食者增加(Small et al.,1988)。当栖息地斑块破碎到无真正的内部环境时,会导致物种的减少,甚至会导致许多在栖息地内部生存物种的灭绝。故在设立自然保护区时,可用边缘效应来对保护区的有效性予以衡量(Mills,1995)。根据物种对边缘反应的差异,在制定景观生态计划和物种多样性保护管理方案时,应将栖息地边缘效应考虑在内。

边缘效应规律是自然界和人类生态系统的普遍规律,因此,必须充分利用边缘规律为整个生物圈服务(王如松等,1985)。首先必须开拓边缘,重视自然保护区的镶嵌格局;其次要调控边缘,边缘地带不一定都产生边缘效应,因此要根据实际情况的需要来对边缘予以调控。如河口、海湾处由内陆流来的含各种营养物质水流,是形成河口、海湾处生产力较高的主要原因,但有机质太多会引起藻类等“开花”而使鱼类窒息,太少则不产生边缘效应,即水域贫瘠。蝗区植被覆盖过大或过小都对蝗虫孳生不利,洪水泛滥会给蝗虫大发生创造特殊的边缘生境,造成蝗灾。针对蝗虫的这种习性,科学工作者应采取一系列的根除边缘效应的措施,以控制蝗虫的大发生;最后是搞活边缘。边缘地带常常是不稳定的,要维持或避免高的边缘效应,重要的是要保持或消除边缘的动态特征,从而更有利于边缘效应的利用、管理和生物多样性的保护。

4 结语

边缘效应作为普遍且客观存在的现象,尽管在过去的几十年中受到过不少生物学家的关

注,但与研究较充分的群落内部生物多样性相比,有关边缘效应对生物多样性的影响的研究工作就显得有些不足。从生物多样性方面入手,这不仅表现在对边缘效应的研究主要集中在少数生物类群(如植物、鸟类),而且表现在现有的有关边缘效应的研究结果不具有统一性。这在前面已有详尽的论述。实验结果的多元化与研究对象所处的阶元、边缘类型及实验设计等诸多因素皆有关。这种多元化的结果也正是边缘效应研究中最令人费解和遗憾的地方。因为实验结果的多元化究竟是意味着什么?是到目前为止还没有揭示出边缘效应的真正本质,还是暗示着边缘效应仅在特定环境条件下才具有生物学意义呢?这就需要大量设计合理、方法科学的实验来进一步验证。

此外,大多数有关边缘效应与生物多样性的研究,只强调导致生物多样性改变的浅层的、暂时性的原因,而未对边缘效应的内在本质加以阐明(如果存在普遍的边缘效应规律)。因此,这样的实验结果不具有普遍的代表性,而只能作为特定的生态系统管理的理论指导。这是因为任何边缘都不是静止不动的,而是处于绝对的动态变化之中,所以任何对边缘效应的浅层的、暂时性的机理的阐明都只不过是边缘长期动态演替机制中的一个特例而已,不可能具备广泛而普遍的代表性。所以,在承认边缘效应对生物多样性有影响这一客观事实的基础之上,对二者的关系进行本质上的探索,从而为保护生物学和生态学乃至管理工作提供长期监测和预测预报的理论基础,更好地为生态系统的合理而科学的管理服务。这是广大生物科学工作者今后工作的努力方向和义不容辞的责任。

参 考 文 献

- 马世骏,1990. 边际效应与边际生态学. 现代生态学透视. 北京:科技出版社,43~45
- 王如松,马世骏,1985. 边缘效应与及其在经济生态学中的应用. 生态学杂志,2:38~42
- 奚为民,钟章成,毕润成,1993. 四川缙云山森林窗边缘效应的研究. 植物生态学与地植物学学报,17(3):232~242
- Alvares W S, Waller D M, Soheim S L, 1988. Forests to deer:edge effects in Wisconsin. *Conserv. Biol.*,2:348~358
- Andren H, Angelstam P, 1988. Elevated predation rates as an edge effect in habitat islands: experimental evidence. *Ecology*,69:544~547
- Beecher W J, 1942. Nesting Birds and the Vegetation Substrate. Chicago:Chicago Ornithological Society
- Baldi A, 1996. Edge effects in tropical versus temperate forest bird communities: three alternative hypothesis for the explanation of difference. *Acta Zool. Acad. Sci Hung.*,42(3):163~172
- Bider J R, 1963. Animal activity in uncontrolled terrestrial communities as determined by a snad transect technique. *Ecol. Monogr.*,38:269~308
- Cappucciono N Martin, 1997. The birch tuber-maker *Acpbasos betulella* in a fragmented habitat:the importance of patch isolation and edges. *Oecologia(Berl.)*,110(1):69~76
- de Casenace J L, Peltto J P, Protomastro J, 1995. Edge-interior differences in vegetations structure and composition in a chaco semi-arid forest, Argentina. *For. Ecol. Manage.*,72(1):61~69
- Delisle J M, Savidge J A, 1996. Reproductive success of grass-hopper sparrows in relation to edge. *Prairie Nat.*,28(3):107~114
- Forman R T T, Godron M, 1986. Landscape Ecology. New York:Johnwiley & Sons,619
- Fr ver S, 1994. Vegetation responses long edge to interior gradients in the mixed hardwood forest of the Ro noko River Basin, North Carolina. *Conserv. Biol.*,8(3):822~832
- French J B Jr. 1995. *Ixodes scapularis* (Acarid: Ixodidae) at the edge of its range in south Wisconsin. *J. Med. Entomol.*,32(6):876~881
- Frenske-Crawford T J, Niemi G J, 1997. Predation of artificial nests at two types of edges in a forest-dominated landscape. *Condor*,99(1):14~24

- Gates J E, Gysel J W, 1989. Avian nest dispersion and fledging success in field-forest ecotone. *Ecology*, **59**(5):871 ~ 833
- Goldingay R L, Whelan R J, 1997. Powerline easements: Do they promote edge effects in eucalypt forest for small mammals? *Wildl. Res.*, **24**(6):737 ~ 744
- Harris L D, 1988. Edge as effects and conservation of biotic diversity. *Conserv. Biol.*, **2**:330 ~ 332
- Hanski I, Fenske T J, Nieme G J, 1991. Lack of edge effect in nesting success of breeding birds in managed forest landscapes. *Auk*, **113**(3):578 ~ 585
- Hanel L, 1993. Soil nematodes in a meadow-spruce forest ecotone. *Acta Soc. Zool. Boh.*, **56**(4):265 ~ 278
- Heske E, 1995. Mammalian abundances on forest-farm edges versus forest interior Illinois is there an edge effect? *J. Mammal.*, **76**(2):562 ~ 568
- Harrison S, 1997. How natural habitat patchiness effects the distribution of diversity in California serpentin chaparral. *Ecology*, **78**(6):1898
- Johnson D W, Odum E P, 1956. Breeding bird populations in relation to plant succession on the piedmont of Georgia. *Ecology*, **37**:50 ~ 62
- Leopold A, 1933. Game management. New York:Charles Scribner and Sons, 481
- Lay D W, 1938. How valuable are woodland clearings to wildlife? *Wilson Bull.*, **50**:254 ~ 256
- Larance W F, 1994. Rain forest fragmentation and the structure of small mammal communities in tropical Queensland. *Biol. Conserv.*, **69**:23 ~ 32
- Larue P, Belanger I, Huet J, 1995. Riparian edge effects on boreal balsam fir bird communities. *Can. J. For. Res.*, **25**(4):555 ~ 566
- Luczaj L, Sadwska B, 1997. Edge effect in different groups of organism, vascular plant bryophyte and fungi species richness across a forest-grassland border. *Folia Jeobot. Phytotaxon.*, **34**(2):343 ~ 353
- Marini M A, Robinson S K, heske E J, 1995. Edge effects of nest predation in the Shawnee National Forest Southern Illinois. *Biol Conserv.*, **74**(3):203 ~ 213
- Mills L S. 1995. Edge effect and isolation: Red-backed voles on forest remnants. *Conserv. Biol.*, **9**(2):395 ~ 403
- Nouman R F, Robettson R J, 1975. Nest-searching behavior in the brown-headed cowbird. *Auk*, **92**:610 ~ 611
- Small M F, Hunter M L, 1988. Forest fragmentation and avian nest predation in forested landscape. *Oecologia*. **76**:62 ~ 64
- Santes T, Telleria J L, 1992. Edge effects on nest predation in Mediterranean fragmented forest. *Biol. Conserv.*, **60**(1):1 ~ 5
- Sisk T D, Margules C R, 1993. Habitat edges and restoration: methods for quantifying edge effects and predicting the results of restoration efforts. In: Saunders D A, Hobbs R J, Ehrlich P R (eds.). *Nature Conservation 3 - the Reconstruction of Fragmented Ecosystems*, Perth: Surrey Beatty and Sons, 57 ~ 68
- Sekgorroane G B, Dilworth T G, 1995. Relative abundance, richness and diversity of small mammals at induced forest edges. *Can. J. Zool.*, **28**(3):1432 ~ 1437
- Sielicki M, Starega W, 1996. Spider (Araneae) of the older wood and meadow ecotone in the vicinity of Białystok. *Fragm. Faun. (Warsaw)*, **39**(10 ~ 16):169 ~ 177
- Sztrantowicz H, 1995(1996). Soil protozoa communities in different types of ecotones in Masurian Lakeland. *Ekol. Pol.*, **46**(1 ~ 2):119 ~ 133
- Toda M J, 1992. Three-dimensional dispersion of drosophilid flies in a cool temperate forest of northern Japan. *Ecol. Res.*, **7**(3):283 ~ 295
- Thingstad P G, 1995. Variation in a subalpine passerine bird community the surroundings of and established hydro-electric reservoir. *Fauna Norvegica Series C Cinclus*, **18**(2):63 ~ 80
- Yahner R H, 1988. Changes in wildlife communities near edges *Conserv. Biol.*, **2**:333 ~ 339