

景观要素之间的相互作用：景观生态学的核心

Richard T. T. Forman

摘要 景观是由一组相互作用的植物群丛或生态系统组成、并以相似的形式重复出现的，具有数平方公里范围的区域；所以，景观生态学就是研究景观的结构、功能和动态。景观结构组分或称景观要素，是指几个原生的镶块体(Patch)、四种类型的廊道(Corridor)和一个模地(Matrix)。本文引用实例说明大镶块体在景观中的重要意义。

景观的功能可以从景观要素之间的能量流、矿质养分流和物种流动三个方面来考察。镶块体——模地之间的相互作用具有多种类型，由风、水和移动所支配，通常最有意义的是边缘部分或者是整个景观要素。当镶块体为人类居住地时，各种流主要从镶块体流到模地，并由人和非原生物种所控制。群落相同但在空间上不相连的两个镶块体之间的相互作用、连接于廊道的镶块体与廊道之间的相互作用，主要为物种流动。线状廊道与带状廊道以各种流强烈地相互作用。河流廊道与模地之间的相互作用多为水分和养分的单方向流动。

景观要素或生态系统彼此不是孤立的，而是由各种流紧密地连接在一起。这个相互作用的核心思想要求超出相对同质的生态系统概念范围，而具备更多的生态思维，并通过对土地、土地利用和景观生态学的研究扩大视野。

景观概念 如果在景观中对随机选取的一个几百米的样点进行调查，一般都会见到各种各样相邻接的植物群落或生态系统。相毗邻的群丛之间的能量、物质或物种的流动往往很容易被观测到。如果走到几公里远的地方再调查，一般都能找到相同的生态系统系列，随着远离景观，生态系统系列一般在某点附近突然地改变了。我相信如此观察是景观概念的本质。

因此，景观是一个具有数平方公里范围的区域，其内一系列相互作用着的植物群丛或生态系统以相似的形式重复出现。景观由地貌过程和个别植物群丛的演替、干扰所形成。特定地貌过程的复合体，以及一组植物群丛内演替和干扰的复合体，相对延续于整个景观。

一般地说，这个景观概念是对艺术家、地理学者的概念和辞典中景观定义的补充，它勾画出一个具有结构、功能和动态的特殊统一体。如果人类要想聪明地利用土地，这样一种景观概念不仅应经得起仔细的科学检验，而且必须这样研究。

景观概念表明一系列植物群丛是相互作用着的，这是本文的焦点。我的目标是考察景观要素之间相互作用的类型，以便了解什么是：主要的流，驱动这些流的一般机理，主要涉及各种流的景观要素类型，主要涉及边缘效应的状态。

景观要素：结构的组分 生态镶嵌 虽然直径几公里到几百公里的景观仍被认为是一个低级的空间尺度，但实际上每一级尺度都是一个由不同大小、形状、起源、特性、数量和构造的镶块体所组成的生态镶嵌。多数镶嵌含有部分具有廊道功能的窄带或线状体，也含有一个嵌有镶块体和廊道的背景类型，即模地。这样，景观要素有三个基本类型：镶块体、廊道和模地。

虽然本文论述了景观结构，并集中阐述了景观功能，但是，景观要素的动态也很重要，由景观要素之间的流所引起的这些连续的动态变化已达到了很大的程度。的确，景观要素以不同的速率进行变化，景观就代表了一个巨大的动态类型。

镶块体 在景观水平上广泛分布着四种类型的镶块体，其中三种由干扰所致。斑点状干

扰镶块体产生于小范围的干扰，相反，残遗镶块体产生于围绕着未受干扰小区周围的大范围的干扰。引进镶块体是人们在小区内种植生物的结果。环境资源镶块体则由比较稳定的环境资源的块状分布所产生。这四种镶块体的因果机制不但不同，其物种动态变化也多样化。

镶块体的大小和形状也极为不同，主要反映了其内生态系统的本质。虽然影响镶块体的物种多样性（物种的数量）的因素很多，但是大镶块体比小镶块体含有更多的物种。除在较大区域增加碰见稀有物种可能性的明显因素之外，主要的原因是边缘效应。小镶块体全部都是边缘（图1），就是说，包围着的风和相关的气象效应遍及整个镶块体。中等大小的镶块体由内部和边缘组成。大镶块体虽然具有较大的边缘，但更多的还是内部。镶块体内部与边缘的比率对了解镶块体物种多样性很有用，因为许多典型物种，或在镶块体的边缘环境或在内部环境占优势，或者说，它们被限制于镶块体的边缘环境或内部环境。镶块体内部与边缘的比率相同表明了镶块体的形状意义（图1）。然而，半岛、带状镶块体和园环带（例如：山地植被带）却比面积相同的园状区域含有相当少的内部环境。总之，镶块体的面积和内部与边缘的比率是镶块体的两个主要特征。

典型的案例是新泽西州（美国）Piedmot谷物——豆类农业景观中相对同质的老橡树林地中鸟类和树种多样性的研究。树种多样性在1.5公顷的林地中急剧地增加，面积超过1.5公顷时，增加的趋势则减缓，而鸟类多样性直到40公

顷林地时才显著地增加。没有一个树种被限制于一个特定的林地范围之内，却有一半的鸟类依赖于林地的大小，并随着林地由大到小的过程而逐渐消失。面积约1.5公顷以上的镶块体，其内部与边缘面积近于相等，边缘鸟类很少增加，而内部鸟类却不断地增加，直到最大的镶块体。这说明景观中大镶块体的特殊价值，原因在于如果仅存在小镶块体，那么，许多镶块体的内部物种将会消失。

应该讨论的是：使自然保护区物种多样性达到最大，而不考虑现存物种类型，比保护稀有物种更重要。由于小镶块体之间在群落组成上比大镶块体之间更相异，所以，人们可以想象出一个单一的大镶块体中的物种比面积相同的几个小镶块体的物种更少。但是在由农田所包围的残遗橡树林地，情形就不同，物种多样性随着区域分割的增加却近于恒定值。的确，包括大镶块体（>4公顷）在内，单一镶块体的物种多样性比划分成几个小镶块体的同等区域更大。大镶块体具有更多稀有珍奇的森林内部物种，相反，几个小镶块体则具有更多的边缘物种。综上，这个例子强调的是物种的组成，尤其是镶块体内部的珍稀物种组成，它表明了大镶块体在景观中的核心意义，而不是物种的多样性。

廊道 根据结构与功能的不同，廊道有四种类型。线状廊道，如窄狭的绿墙和小路，可为边缘物种提供迁移通道和栖息地；带状廊道，如相切的主要动力线，它比较宽，为内部物种沿着廊道中间迁移和栖息提供内部环境；网络由线状或带状廊道相互交织而成，其内含有许多环，可为迁移、躲避捕食者和觅食提供多种可选择的通道；河流廊道以水流线为边界，有助于控制养分的流失、侵蚀、沉积和洪水泛滥。如果河流廊道宽到足以提供一个土壤排水条件良好的带状内部环境，那么它可作为两个带状廊道。

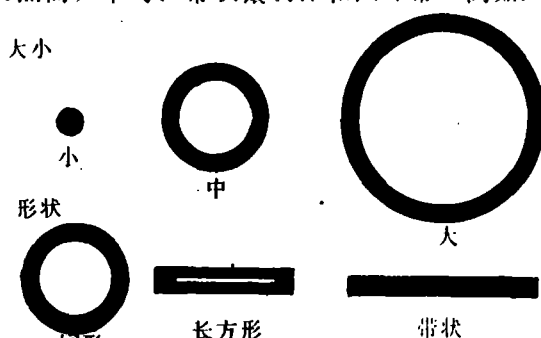


图1 景观中镶块体的内部和边缘部分在大小和形状上的变化

虽然上述廊道结构特性以及功能作用极为不同，却都是景观的主要组分，即镶嵌体由廊道连接，而模地由廊道所贯穿和连接。

模地 作为一个景观的背景类型，模地面积通常广大，且高度相连，主要影响景观的不断变化。模地类型如何用于研究镶嵌体和廊道的来龙去脉仍不清楚，因此，作为一种相对同质的背景要素，模地概念将用于下文分析。

景观要素之间的相互作用 **机理和水平** 通过一种景观的流有三种，即能量、矿质养分和物种。能量包括热能和生物量中的卡路里；养分包括无机物离子、水、有机质和其它物质；物种包括任何等级的种类，以及遗传基因。应该注意到这些能量物质可以作为干扰因素，以“常量”或“超常量”流动，就是说，突然增加能量、养分和物种数量就会导致景观要素中重要群落或生态系统的变化。

生态系统的变动需要能量，而能量来自于风、水和动物的移动。因此说，导致景观要素之间相互作用的主要机制是：风、水（包括降雨、冰、潮汐、地表径流、河流、洪水），飞行动物，陆地动物和人。

两个毗邻景观要素在垂直结构上的不同之处在于强调各自边缘效应的重要性。因而，森林中的空地或农田中的林地具有宽阔的林地边缘，也具有宽阔的农田边缘。在下面两个景观要素之间相互作用的例子中，其中一个要素可描述为森林地，另一个要素为开阔地。

镶嵌体——模地的相互作用 许多能量流发生于森林与农田之间，其中一些能量流主要涉及边缘部分，其余的则涉及每个景观要素（图2A）。森林的边缘主要通过增加遮蔽度和散布叶的生物量影响毗邻农田边缘的能量流。风常常以相反的方向运载热能，水平地穿过一个开阔区域到达森林地，形成一种绿洲效应。在景观要素之间，由动物、植物花粉、种子和果实所输入的能量在单位面积上虽然很少，但是分布广泛，很可能是维持一定物种的临界值。因此，从能量流观点来看，景观要素之间正常水平的流不论是在森林边缘还是在开阔地边缘都极其重要。这些干扰和其它景观要素之间的能量流呈周期性出现，并引起镶嵌体或模地的显著变化。

景观要素之间的养分流是相当多样和有意义的（图2B）。枯枝落叶净养分从森林输入到农田，改变了农田边缘的土壤状况，特别是由风搬运的大量养分穿过开阔地，积聚在森林边缘。类似地，在高海拔地区由风所搬运的灰、尘和烟雾沉积在整个森林中。营养物质通过一系列的风、水和动力机制进入到作为一个整体的两个景观要素中。简言之，镶嵌体和模地既在正

镶嵌体—模地相互作用

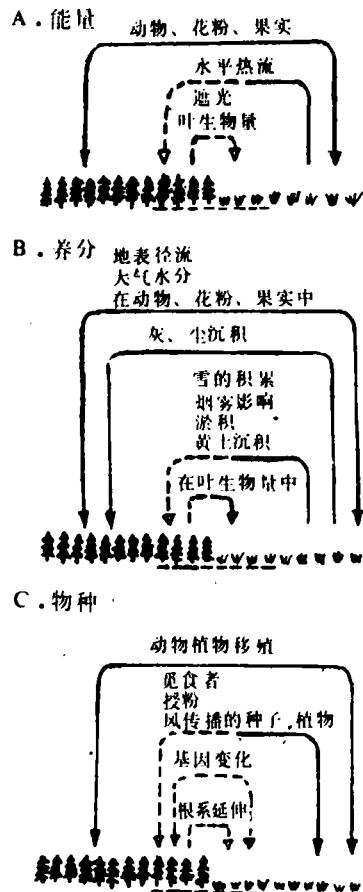


图2 镶嵌体与模地之间主要的能量流、养分流和物种流。镶嵌体为人工林，模地为开阔地，或者反之。水平的虚线表示每个景观要素的边缘部分。虚线箭范围为边缘部分，实线箭范围为整个景观要素。

常水平又在干扰水平由养分流所紧密地联系在一起。

镶块体和模地之间的物种流同样是多样的、广泛的(图2C)。边缘,特别是森林边缘,在这些相互作用中扮演着重要角色。风和动力是这些流的主要驱动机制。在关于美国中西部空气运动的研究中,生长在低地的醋栗(*Ribes*)植物的有锈病的孢子被搬运到高地,导致了白松林(*Pinus Strobus*)带的疱疤锈病。有蹄动物和苍鹭是森林和开阔区域的典型动物,而农业区则盛行杂草和从围绕的模地侵入农田的害虫。

综上,无论镶块体是森林、模地为开阔区,还是反之,相互作用的流的正常水平是:极为多样;在某些情况下处于高水平,在其它情况下则处于低水平;由风、水和动力机制所驱动;在某些情况下,边缘最重要,在其它情况下,整个景观要素都重要。许多流的干扰水平很可能相同,并进一步影响镶块体或模地生态系统的性质。

当镶块体为栖息地时,如住所、院子、窝穴和直接周围环境,情形就不同(图3),这些流主要从镶块体流向模地。综上,驱动这些流的机制是人和非原生物种。虽然有很多种流,但主要的还是物种流,而不是能量流和养分流。相反方向的流也是存在的,特别是在栖息地出没、觅食或萌生的原生物种。

镶块体——镶块体的相互作用 两个具有相同群落的、空间上分离的镶块体之间的相互作用主要由生物动力所致,而风的作用很小(图3)。一般来说,能量和养分的传输不重要,而物种的迁移却扮演着几个重要角色。动物,尤其是特有种,可以从镶块体到镶块体觅食。当镶块体中植物或动物种部分地灭绝时,随之而来的是来自附近镶块体的物种流的再繁殖。在某干扰水平上,害虫侵入可从一个镶块体跃迁到另一个镶块体。

总之,镶块体间的相互作用主要是物种流动,它们在就食范围内以及随着部分物种的灭绝而重建方面发挥出重要作用。

镶块体——廊道的相互作用 在廊道与镶块体相连接处,两者之间的相互作用与上述镶块体——镶块体的相互作用具有惊人的相似性(图3)。主要的流是物种,或由动力机制或由风力所驱动。廊道有利于伴随着镶块体内物种部分地灭绝后的再生,而镶块体是廊道的物种源。在镶块体与廊道之间,害虫可以不断地侵入。在安大略农业景观中,鸟类和哺乳动物在森林与相连接的篱笆之间高度迁移。连接两个镶块体的廊道是原生物种的有效迁移路径,这虽然缺乏有力证据,但可作为一种假说。

廊道——模地的相互作用 线状廊道、带状廊道和河流廊道,不但结构与功能不同,其与围绕的模地的相互作用也不同。模地气候对线状廊道具有主导性影响,此外,大多数相互作用的方向却是从廊道到模地(图4A)。在安大略篱笆与农田之间频繁流动的是鸟和昆虫,而不是哺乳动物。灰尘、盐和车辆污染从一些线状廊道迁移到模地边缘。在线状廊道里繁育的非原生物种会分散到模地中。廊道对模地的一个重要作用是隔离种群,从而限制了基因流动,尽管它构不成一种流。总之,主要的相互作用,包括能量、养分和物种,发生在线状廊道与模地之间。



图3 栖息地与模地之间、植物群落类型相同的空间分离的两个镶块体之间、镶块体与相连接的廊道之间的主要流。说明见图2。

带状廊道(图4B)展示了镶嵌体——模地相互作用(图3A、B和C)与线状廊道——模地(图4A)相互作用相结合的大部特性。因此,带状廊道与模地之间的流数量众多,且相互依赖。在田纳西州森林景观中,宽12—30.5米的窄状动力线廊道中的鸟种群很相似,但是在91.5米宽的宽状廊道中的鸟类却极为不同。这是因为窄廊道含有较多的森林边缘物种,而较宽的廊道另外还含有许多开阔区域的物种。因此,小于30米宽的廊道具有线状廊道的功能,大于60米宽的廊道则具有带状廊道的功能。

河流廊道的重要性很早就被认识到了,尤其是河流廊道与模地的相互作用(图4C)。水是主要的驱动力,为水和养分流,流动的方向基本上只有一个,即从模地流向河流廊道。

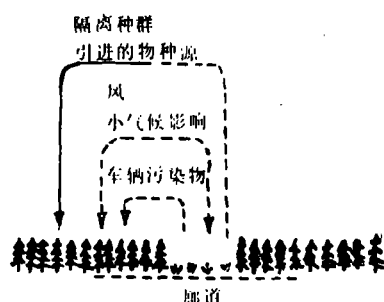
因此,所有三种类型的廊道主要是在围绕着的模地控制之下,并对模地依次施加某些重要的抑制。

结 语 景观是一个有用的严密的科学概念,可以从结构、功能和动态三个方面来分析。结构的组分,或称景观要素,是各种类型的镶嵌体、廊道和一个模地;景观的功能则是这些要素之间的相互作用,即能量流、矿质养分流和物种流。零星的资料和观测有力地表明,景观要素通过广泛的各种流对另外一个景观要素施加主要的控制。所以,这些相互作用是景观生态学的核心。

作为生态学家、规划工作者、景观设计师、地理学者和自然保护专家,我们长期以来一直把景观要素看作是孤立的系统,连接生态系统的多样流要求革新思维方式。土地利用决策应该根据客观存在的与周围景观要素的具体联系来制定,而不要完全根据一种景观要素的特性。为实现这个目标,我们必须改变“隧道式”的狭窄眼光,注重拓宽我们自己的视野。

孙永斌节译自《Perspectives of Landscape Ecology, Wageningen》,1981,肖笃宁校

A. 线状廊道



B. 带状廊道

(镶嵌体——模地和线状廊道——模地的特性)



C. 河流廊道

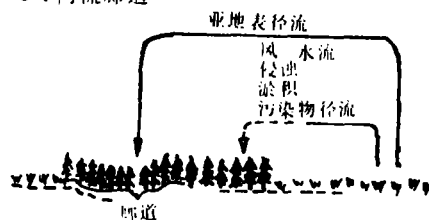


图4 模地与三种廊道类型之间的主要流。说明见图3。

(上接第51页)

不管喜欢不喜欢,人类已经漫不经心地开始搞气候变化的全球性实验了。虽然就方向与大小来说还很不确定,但其农业和环境后果可能是很巨大的。当前,尚不清楚的是,CO₂和气候变化对农业的净效应究竟是有利还是有害?当然会有获胜者和失败者,但是,现在还不能说谁将获胜,谁将失败。

袁大中译自《The Geographical Journal》,Vol. 151, No. 2, July, 1988