

干扰对植物群落物种组成及多样性的影响

毛志宏^{1,2}, 朱教君^{1, *}

(1. 中国科学院沈阳应用生态研究所清原森林生态实验站, 沈阳 110016; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要:在介绍了干扰的概念及其性质和干扰对物种多样性影响的有关假说基础上, 以森林干扰为主要对象, 探讨了干扰对植物群落物种组成的影响, 并从干扰类型、干扰强度和干扰频率等几个方面阐述了干扰对植物群落物种多样性的影响; 另外, 还分析了重要的小尺度干扰——林隙在该方面的影响。分析总结出干扰对植物群落的影响差异主要与干扰特征、植物群落特征及植物的生物学特性和受干扰地点的资源条件有关。最后, 总结分析了国内外在该方面研究存在的问题, 并对今后研究提出一些建议, 为相关工作提供参考。

关键词:干扰; 植物群落; 物种组成; 多样性

文章编号: 1000-0933(2006)08-2695-07 中图分类号: Q143 文献标识码: A

Effects of disturbances on species composition and diversity of plant communities

MAO Zhi-Hong^{1,2}, ZHU Jiao-Jun^{1, *} (1. Qingyuan Experimental Station of Forest Ecology, Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China; 2. Graduate School, Chinese Academy of Sciences, Beijing 110039, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(8): 2695 ~ 2701.

Abstract: During succession of plant communities, the processes are continually influenced by a variety of disturbances, which may be caused by natural disasters or anthropogenic activities. Although the characteristics of disturbances are different, they can all result in the changes in species composition and diversity, structures and functions of plant communities. Recently, effects of disturbances on ecosystems have become more and more complex for the gradually frequent and strong activities of human beings. It is therefore, important to understand the occurrence processes of disturbances and to forecast the results of different disturbances, which are in favour of the conservation of natural ecosystems and other human practices. In this paper, concepts and characters of disturbances were introduced. Some hypotheses of effects of disturbances on biodiversity were enumerated. Of which, the intermediate disturbance hypothesis was the most popular one, which had become the basics of many researches in this field. Then, the effects of disturbances on plant species composition were discussed. The influences of disturbances on plant species diversity were also analyzed in the aspects of the type, the intensity and the frequency of disturbances. It could be found that the effects of disturbances on plant species composition and diversity were related to the characteristics of disturbances and plant communities, bionomic of plant species, and the resources of the disturbed locations. In addition, we analyzed the effects of canopy gap, which is one kind of the important small-scale disturbances in forest ecosystems, on the maintaining of diversity and succession of forest ecosystems. Finally, some problems in this research field were summarized and propositions were made to offer the references for further studies.

Key words: disturbance; plant communities; species composition; diversity

干扰在自然界是普遍存在的现象^[1], 植物群落作为生态系统重要的组成部分也时刻受到干扰的影响。火、风、雪、病虫害、外来物种入侵、放牧、践踏、施肥、烧荒种地、森林砍伐等都是植物群落中常见的干扰类型。

基金项目:中国科学院百人计划资助项目; 国家自然科学基金资助项目(30371149)

收稿日期: 2005-06-04; **修订日期:** 2006-03-27

作者简介: 毛志宏(1981~), 女, 河北承德人, 硕士生, 主要从事森林生态学研究. E-mail: zswxby@163.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jiaojunzhu@iae.ac.cn

Foundation item: The project was supported by the 100-young-researcher project of Chinese Academy of Sciences; National Natural Science Foundation of China (No. 30371149)

Received date: 2005-06-04; **Accepted date:** 2006-03-27

Biography: MAO Zhi-Hong, Master candidate, mainly engaged in forest ecology. E-mail: zswxby@163.com

干扰通过改变植物群落内的环境条件、物种组成和多样性等,进而改变着植物群落的结构和功能,影响其演替进程甚至演替方向。就其结果而言,干扰对植物群落的影响有正反两方面^[2],特别是在人类生活、经营等活动与植物群落联系越来越紧密之后,人为干扰作为重要的干扰类型,使得干扰的这种影响变得更加复杂和重要。

干扰因其普遍性很早就受到人们的关注^[3],而且随着人类活动的加剧,干扰的生态学作用在近年来受到广泛的重视^[2]。干扰对植物群落影响的研究在干扰研究中进行的比较多,其中,植物群落的两个重要特征——物种组成和多样性是研究的两个重要方面。已有研究对此提出了一些假说和理论,其中得到广泛证实的是 Connell 提出的“中度干扰假说”^[4,5],它认为中等程度的干扰有利于群落达到高多样性水平。在不断的研究和实践中,人们已在掌握了一定规律的基础上,利用干扰的影响为经营活动服务,提高经营对象的经济、生态和社会效益。正因为干扰对植物群落的影响与人类利益密切相关,对干扰的研究才具有十分重要的意义。为此,本文在广泛收集国内外有关干扰对植物多样性影响研究结果的基础上,分析了不同性质的干扰对植物群落物种组成和多样性的影响及其差异,并指出研究中存在的问题,旨在为今后的相关研究提供参考。

1 干扰的概念及性质

1.1 干扰(Disturbance)是相对非连续的事件,它破坏生态系统、群落或种群的结构,改变资源、养分的有效性或者改变物理环境^[1]。

1.2 干扰性质(Characteristics of disturbance)描述干扰性质的一个重要概念是干扰状况,主要有干扰的分布(Distribution)(空间分布包括地理、地形、环境、群落梯度)、频率(Frequency)(一定时间内干扰发生的次数)、重复间隔(Return interval)(频率的倒数,从上一次干扰发生到下一次干扰发生的时间长短)、周期(Period)(与重复间隔类同)、预期性(Predictability)(由干扰的重复间隔的倒数来测定)、面积及大小(Area and size)(受干扰的面积,每次干扰过后一定时间内景观被干扰的面积)、规模和强度(Scale and magnitude)(干扰事件对格局与过程或对生态系统结构与功能的影响程度)、影响度(Influence)(对生物有机体、群落或生态系统的影响程度)和协同性(Concomitancy)(对其他干扰的影响)^[6,7,8]。

2 干扰对物种多样性影响的有关假说

Connell^[4]将关于干扰对物种多样性影响的假说(列举了6个)依据物种组成的改变分为非平衡说和平衡说两组,非平衡说认为群落物种组成很少能达到平衡状态,只有当物种组成持续改变的时候高多样性水平才能得以维持,而平衡说则认为群落物种组成常处于一种平衡状态,干扰后又恢复原状。

2.1 非平衡说

2.1.1 中度干扰假说(The intermediate disturbance hypothesis)包括两个基本假定:第一,物种丰富度在新的干扰发生后立即下降,而后随着时间的推移达到最大值,最后又随时间而减小^[4,9]。在这个假定中,物种丰富度最大值出现在干扰发生后的中期,这是因为在干扰后,与未受干扰的斑块相比,受到干扰的斑块被大量的1年生生物种所占据,而后随着时间发展,多年生植物的出现又使物种丰富度继续增加,当二者的数量增加到与未受干扰的斑块几乎相同时便不再增加^[10]。第二,物种丰富度在受到中等强度干扰的斑块中最大,在未受干扰和受到高强度干扰的斑块中则相对较小^[4,11]。由于在未受干扰时,大量的先锋种占据着斑块,不利于其它物种的生长,有的甚至被排挤掉;相反,在受高强度干扰的斑块中,大量物种因无法承受干扰而消失,只有少量的耐受性较高的物种还存在;而在中等强度干扰的斑块中,先锋种受到一定的限制,同时又不致使一些物种因干扰而消失,因此大量的物种可以共存,物种丰富度最高。

2.1.2 同等机会假说(The equal chance hypothesis)假设当所有物种具有相同的侵占空间、抵抗其他入侵物种和从极端物理环境的变迁及天敌威胁中存活的能力时,物种丰富度最大^[4]。

2.1.3 渐变假说(The gradual change hypothesis)这个模型由 Hutchinson^[12]提出,用来解释为什么许多物种可以共存于某一浮游植物群落中。在湖水中发生着温度、光照等条件的季节性变化,可以假设不同物种在不同的时间具有竞争上的优越性,因此物种多度和组成就随着气候逐渐改变^[4]。

2.2 平衡说

2.2.1 生态位分化假说(The niche diversification hypothesis)认为对于一个具有一定特化范围的生境,当其中每一物种都在其有竞争优势的位置定居时,大量物种可以共存^[4,13,14]。

2.2.2 环式网络假说(The circular networks hypothesis)认为竞争等级是环式的,取代了其他一些假说中所假定的线性和过渡等级,因而在总体上维持了整个地域的物种丰富度^[4]。

2.2.3 补偿死亡率假说(The compensatory mortality hypothesis)认为高物种丰富度出现在物种竞争排斥被无限期阻止了的群落,是因为竞争力最高的物种具有最大的死亡率,若所有物种竞争力大体相等,那么最常见物种的死亡率便最高^[4]。

然而,在 Connell 对热带雨林和珊瑚礁群落的研究^[4]中,其结果更符合非平衡假说。他认为该地区的群落由于受到频繁的干扰和渐变的气候的影响处于不断变化状态而不会达到或接近平衡状态。这种变化通过阻止某些在竞争上不占优势的物种的灭亡而维持了较高的物种多样性。若没有渐变的气候或突发的干扰,就可能演变为具有较低物种多样性的平衡群落。

虽然非平衡说和平衡说在建立之初是相对立的,但都预测了最大物种丰富度出现在中等强度或频率的干扰水平上^[9]。Petraitis 等^[9]认为这种一致的结果可以由一种假设来解释,即调节斑块物种多样性的物种迁入和灭绝变化的过程,由物种躲避竞争者或忍受干扰的特殊的能力决定;也就是说,在这种能力之间有一个权衡,它决定物种多样性是否达到最高水平。

然而,一些关于干扰对物种丰富度影响的理论却是不一致的^[10],如中度干扰假说和初始植物区系组成说^[15]。后者是关于演替机制的观点之一,即演替早期物种和演替晚期物种都出现在演替初期^[15],物种丰富度在此时是最大的,并在干扰后随时间推移而减小。

3 干扰对植物群落物种组成及多样性的影响

3.1 干扰对植物群落物种组成的影响

干扰对植物群落物种组成的影响的过程可以理解为干扰调节本地种和非本地种之间植物种类、植株数量的配比的过程。例如,不同物种对火烧敏感度不同^[7],若本地种对火烧敏感,那么在这样的地方火烧可以使耐火性较强的非本地物种侵入,这就使居民取拾薪材时对植被的压力和植被本身的可燃性增加,从而导致火烧更频繁、更强烈的发生;这样,火烧逐渐使非本地种的优势超过本地种^[16],最终使二者之间的配比发生变化。

在干扰发生的最初阶段,一些干扰如火烧、病虫害、放牧、森林采伐、火山爆发等往往是以对植物物种的“去除”为结果的,但其体现在物种组成上的变化却是各不相同的。例如,由于物种对火烧反映不同^[7,16],一定强度的火烧可以使一些耐火性较差的物种受到破坏而使耐火性较强的物种得以存活;病虫害往往是针对某一种或几种植物发生并使其植株受损或致死;而放牧使对牲畜来说适口性较好的草本植物受到干扰,相反留下适口性差的草本植物;森林采伐则可能依据经营的需要不同采伐不同的树种;而火山爆发可能会使所有物种都被毁灭。从干扰对物种的影响来看,可以将干扰分为选择性和非选择性两类,如前面所说的火烧、放牧、森林采伐是属于选择性的,而火山爆发属于非选择性;但是,这种区分也不是绝对的,要依据干扰和干扰对象的性质予以区别。

由于干扰可以增加生境异质性^[17,18],又已知立地特征是影响物种组成的最重要的因素^[19],所以,干扰对植物群落更新或重建过程中物种组成的变化必然会起到重要的作用。一些关于火烧对草地群落影响的研究^[20]发现,每年进行火烧可以促进高生长的暖季禾本科草本植物的生长,这样进行 5~10a 后,典型草场非禾本科草本植物的多度有所降低;两年一次的火烧使群落中既有禾本科草本植物也有非禾本科草本植物,并且物种多样性水平达到最高;然而,长时间不进行火烧的地点禾本科草本减少。由此看出,较高频率的火烧干扰可以促进植物群落中非本地植物和杂草植物的入侵^[21]。边巴多吉等^[22]在研究西藏冷杉原始林林隙对草本植物和灌木树种的影响时发现耐荫性较强与喜光的物种均在林隙内出现,而在林下仅存在耐荫的物种,即林隙干扰后林隙内物种组成与原林分内植物组成产生较大差异,说明林隙的形成通过改变光环境对物种组成产生了影响。在人为干扰方面,Buckley 等^[23]研究了人为经营的森林(Managed forest)中三级集材道和二级集材道

对林下植被的影响,并与未受土壤干扰的林分比较,结果显示受干扰最强烈的二级集材道林下植被中具有维管植物平均种数是未受土壤干扰林下植被的 2.6 倍,且拥有最多的平均引入种和本地的湿地物种,然后依次是三级集材道林下植被和未受土壤干扰的林下植被。Sagar 等^[24]在印度干旱热带森林地区选择五块受不同强度自然干扰和人为干扰的地点进行研究,调查结果显示的各地点的优势种和共优种组成却是不同的,经研究发现这种差异也是由于各地干扰强度不同以及土壤氮不同的结果。

可见,干扰对植物群落物种组成的影响是广泛存在的,影响结果的不同与植物群落本身的特点、干扰的特征、资源和环境条件的改变等有关。如,干扰对物种组成的影响,与林分演替年龄或干扰前物种组成有关,演替早期的植物群落在干扰后的变化较演替晚期植物群落小,即表现出干扰使植物群落向着演替早期阶段变化^[25];不同的干扰强度^[24]、频率^[20]、大小^[9]等对物种组成影响也不同;而光照^[22]、水分^[23]和营养物质^[23,24]是决定物种组成的重要因素。

3.2 干扰对植物群落物种多样性的影响

对物种多样性的研究可依据不同的时间尺度划分,一方面生态学家们已利用物种形成、宏观进化和大尺度干扰解释已经发生在地质年代或进化时间尺度上的多样性的变化;另一方面,生态学家也描述了发生在“生态时间(Ecological time)”上多样性的变化^[9]。同时,针对物种多样性 Whittaker^[26]根据不同的空间尺度提出以下 3 种多样性: α 多样性、 β 多样性和 γ 多样性,因此也可以从这 3 个尺度上研究干扰对多样性的影响。

由于许多研究是在“生态时间”尺度上^[9]干扰对植物群落 α 多样性和 β 多样性的影响上展开的,因此以下主要从这方面进行论述。

在以往的许多研究中都证实了干扰可以影响某一群落的物种多样性^[4,27],而且干扰被认为是影响植物群落物种丰富度的主要因素^[11,28]。Armesto 和 Pickett^[29]选择以加拿大一枝黄花(*Solidago canadensis*)为优势种 7a 和以豚草(*Ambrosia artemisiifolia*)为优势种 2a 的实验地,对实验样方中的植物进行修枝和去除地上部分生物量的处理,一段时间后,在以加拿大一枝黄花为优势种的实验地中,直到生长季结束,受干扰的样方比未受干扰的对照样方平均多 2~6 个物种,且物种数有明显的增加;但在以豚草为优势种的实验地中,物种丰富度在整个生长季有明显的波动,表现了对干扰响应的复杂性,这可能与该植物群落所处的早期演替阶段有关。Cannon 等^[30]通过研究商业采伐对热带雨林树种多样性的影响发现,在经过择伐的印度尼西亚婆罗州热带雨林中虽然树木的大小结构受到了严重的破坏,但是却拥有了较高的树种多样性。

干扰对植物多样性的影响都有正向的和负向的^[2],不单纯决定于哪一种类型,更主要的是取决于干扰的强度、频率等特征^[9]。

3.2.1 不同类型干扰对植物多样性的影响 目前进行较多研究的有自然干扰中的火^[31,32]、风^[9,32]和人为干扰中的森林抚育、采伐^[33,34]等。Pascarella 等^[35]研究发现受飓风侵袭后 4~5a 的次生林物种丰富度有所减小,其中一个调查地点所有样地中有 2~10 个物种消失并新增 1~4 个物种,另一地点有 3~14 个物种消失并新增 1~6 个物种。这可能是由于飓风致使树倒坑、树倒丘以及大的林隙缺少,限制了先锋树种的更新;另外,飓风对种子库的破坏可能是更主要的原因。江小蕾等^[36]研究施肥、围栏和放牧(中牧和重牧)对高寒草甸天然草地植物多样性的影响,结果显示,施肥后由于土壤有效资源增加,疏丛型禾草垂穗披碱草(*Elymus nutans*)生长旺盛,抑制了其他植物的生长,从而使草地植物群落物种多样性减少,均匀度降至最低;中牧干扰的植物群落各指数均最高;而重牧由于干扰过于剧烈而减小了物种多样性;围栏草地仍以垂穗披碱草为优势种,多样性也较小。Thomas 等^[34]研究施肥和 3 个不同水平的间伐对 21~27a 的花旗松(*Pseudotsuga menziesii*)人工林植物多样性的影响,发现各个水平的间伐都使林下植被的物种丰富度增加,且平均物种丰富度从未间伐的 20 种增加到最高水平间伐的 26 种,而施尿素却使之大幅度减小;经分析发现物种数量的变化与冠层盖度和透光水平的相关性非常小,可能是与肥料的毒性、菌根或其它土壤微生物的生成、林下植被根的竞争等有关。

从许多该方面的研究可以看出,不同类型的干扰对物种多样性影响的差异往往是因为其发生方式及影响对象的不同。从大的方面来说,相对于自然干扰,人为干扰的发生更多地与人类的经济活动联系在一起,往往

在特定的地区或植物群落中发生着一种或几种特定的、主要的干扰类型;而自然干扰多与特定的自然条件关系密切。

3.2.2 不同强度干扰对植物多样性的影响 虽然干扰强度的划分没有统一的标准,而且根据干扰强度的定义,确定干扰对生物群落功能的影响也是比较困难的,因此许多研究^[37,38]都是以干扰所去除植物群落生物量的多少为依据划分干扰强度的。

无论干扰强度如何划分,这方面的研究相对于其他干扰性质对植物群落影响的研究是比较多的,而且许多研究都是围绕中度干扰假说进行的,研究结果或是证实了该假说,或是与其相悖。杨利民等^[39]从 β 多样性入手,分析盐渍化羊草草甸、杂类草草甸、草甸草原、典型草原和荒漠草原几个代表类型在放牧干扰梯度上物种的替代变化过程,从总体上看,随干扰强度的加大,物种丰富度呈下降趋势,但随环境干旱程度的加大下降幅度降低;各群落 β 多样性的变化,在不同放牧退化阶段有不同的波动,但变化的总体格局在各 β 多样性指数上均呈下降趋势且变化速率由湿润向干旱逐渐降低。以森林生态系统为对象,罗菊春等^[37]比较了未受人为干扰的椴树-红松林、轻度择伐(25a前采伐株数的4%)后的椴树-红松原始林、中度择伐(25a前采伐株数的32%)后的椴树-红松原生次生林、强度择伐(25a前采伐株数的47%)后的蒙古栎-红松林和红松原始林1942年被皆伐后形成的白桦次生林等5个群落的多样性,各群落差异很大,且立木层多样性以轻度干扰的红松原始林为最高,更新层多样性与立木层相反。Sagar等^[24]在印度干旱热带森林地区选择5个地点进行干扰梯度上树种组成、分布和多样性特征的研究,结果表明 α -多样性指数在5个地点沿着干扰水平的增加而减小; β -多样性指数在受干扰最强的Kota最高,其他4个地点的比较相似。

一些研究结果与中度干扰假说相符合,而有的则不符合,这可能有4方面的主要原因,一是干扰对象本身的性质不同,对同一干扰系列的响应也可能因此而有所差异;二是影响因素的复杂性,即在研究干扰强度的影响时可能有更重要的影响因素存在或是其他更主要的干扰性质的作用干扰了单纯的干扰强度的研究;三是由于研究本身的限制性,使得对于某一群落来说是“中度”的干扰并未包括在研究中;最后可能是中度干扰假说的适用与否是有一定的条件的。

3.2.3 不同频率干扰对植物多样性的影响 Fulbright^[10]在半干旱生境中进行试验,比较在1990~1995中分别进行1次、2次、3次、5次耕作和未耕作的样地草本植物多样性。结果显示,在Delmita的细亚砂土地耕作1次比每年耕作的样地物种丰富度高,而在Ramadero的粘土地耕作1次的样地比其他所有的样地物种丰富度都高,这其中有降水、土壤性质和季节变化的影响。Fulbright也由此指出相对于人为干扰,中度干扰假说可能更适用于自然干扰。

由于干扰的复杂性和一些自然干扰的周期较长,独立研究干扰频率对多样性的影响也是比较困难的,这方面的研究并不太多,其中也多以实验性的人为干扰为主。

另外,林隙作为重要的小尺度干扰在森林植物群落的研究中受到许多研究者的重视。因为大尺度的干扰不一定时常发生,而小尺度的干扰是群落运动发展过程中必然伴随的过程,属于内源干扰(Endogenous disturbance),是必然事件^[40]。在英国生态学家Watt^[41]提出的森林循环的概念中,林隙阶段(Gap phase)是森林循环过程的一个重要阶段。林隙的形成通过改变林内光照条件,进而改变植物群落的物种组成和群落结构,形成森林群落物种共存和生物多样性维持的重要场所^[42,43]。Schumann等^[44]研究了美国缅因州松栎林林隙形成第5、10年的林分植被,发现林隙中总物种丰富度高于非林隙林分,且在林隙中新出现一些禾本科和莎草科植物,其中有一些是喜光物种;但并没有哪一种草本植物具有显著的多度。王周平等^[45]在缙云山森林林隙与非林隙物种多样性的比较研究中也得到类似的结论,即林隙中植物群落物种丰富度显著高于非林隙,但生态优势度和群落优势度却明显低于非林隙。

林隙对植物群落物种组成和多样性的影响与林隙特征和植物的生物学特性有关。林隙的特征如大小、形状、方向、形成时间等。臧润国等^[46]研究了亚热带常绿阔叶林不同大小和发育阶段林隙的树种多样性,结果显示物种丰富度和多样性指数随林隙大小的变化呈现单峰型,这可能与林隙内生态因子,特别是光因子有

关;多样性随林隙发育阶段的变化呈现中间高两端低的趋势,这可能是由于多样性的变化与树种对林隙发育阶段的更新反应规律有一定的对应关系。在 Schumann 等^[44]的研究中也发现一些物种的多度与林隙大小有正相关关系,虽然这种相关性不是很强。Brokaw 和 Scheiner^[47]通过对热带森林的研究,指出林隙最初大小的不同使各个林隙物种组成也不同,特别是对于不耐荫树种这种变化相对耐荫树种更明显。林隙方向也可以影响林冠树种多样性^[48],由于南北方向和东西方向的林隙具有不同的光照条件,使得林隙中不同的树种到达林冠的情况也不同,从而造成不同的林冠树种多样性。可见,不同的林隙特征通过在林隙内形成不同的环境条件,特别是光照条件,从而影响其物种组成和多样性。从植物本身特性来说,不同的物种特性常常决定了它对不同的林隙大小、形状有不同的反应^[49]。林隙干扰初期和后期物种组成及其变化与植物种子的大小、传播方式^[50]、植株大小、种群密度等^[51]有关,因为在一定程度上,这些因素决定了种子的传播范围以及在林隙内定居后对资源的竞争。

4 小结

本文在查阅了大量国内外相关文献的基础上分析和总结了干扰对植物群落两个重要特征——物种组成和多样性的影响及其原因,认识到目前关于干扰对植物群落物种组成和多样性影响的研究有相当一部分仅说明和分析了观察或计算的结果,或者多是从有限的几个因素上分析其原因,而对其它形成原因研究并不深入和全面。例如,植物本身的生物学特性、植物之间的相互关系、干扰发生时间等都可能对干扰后物种组成和多样性产生重要的影响。另外,由于理论是在一定条件下的研究中总结出来的,因此可以说没有绝对的理论,任何理论都是有适用范围的。如中度干扰假说,在 Fulbright^[10]、Schwilk 等^[52]的研究中就得到了与其不一致的结果。因此,在以后的研究中应在验证及完善理论上做大量的工作,并对相悖的结论予以充分的解释或是提出新的理论。同时,随着人口的迅速增长和人类活动的不断加剧,人为干扰越来越频繁的发生,使得一些生物群落还未在前一干扰的影响中恢复又受到另外的干扰;而且各种干扰也交织在一起,形成复杂的“干扰系统”。因此,在今后的研究中研究者应考虑将重点放在干扰发生过程中生物群落的变化及其对“干扰系统”的响应和受到干扰后植物群落的主要生态过程等方面。

我国在这方面也进行了比较多的研究,但是相对国外的一些研究存在的最大的问题就是长期性的实验做得不够,因而很难从相对长的周期中充分认识干扰的影响,特别是对森林生态系统而言。因此,充分了解我国在该方面的优劣势是进行深入研究的基础;同时,加强该方面的研究对我国在维持生态平衡、提高生产力等方面具有重要意义。

References:

- [1] Pickett S T A, White P S. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. London: Academic Press, 1985.
- [2] Liu Z M, Zhao X Y, Liu X M. Relationship between disturbance and vegetation. Acta Prataculturae Sinica, 2002, 11(4): 1~9.
- [3] Ye L Q. The relationship between disturbance and biodiversity. Journal of Guizhou University(Natural Science), 2000, 17(2): 129~134.
- [4] Connell J H. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. Science, 1978, 199: 1302~1310.
- [5] Huston M A. General hypothesis of diversity. American Naturalist, 1979, 113: 81~101.
- [6] Li Z H, Tian G Q, Bao Y J. Disturbance theory of ecology and its relative concepts. Acta Scientiarum Naturalium Universitatis NeiMongol, 1997, 28(1): 130~134.
- [7] Chen L D, Fu B J. Ecological significance, characteristics and types of disturbance. Acta Ecologica Sinica, 2000, 20(4): 581~586.
- [8] Zhu J J, Liu Z G. A review on disturbance ecology of forest. Journal of Applied Ecology, 2004, 15(10): 1703~1710.
- [9] Petraitis P S, Latham R E, Niesenbaum R A. The maintenance of species diversity by disturbance. The Quarterly Review of Biology, 1989, 64(4): 393~418.
- [10] Fulbright T E. Disturbance effects on species richness of herbaceous plants in a semi-arid habit. Journal of Arid Environment, 2003, 58: 119~133.
- [11] Collins S L, Glenn S M, Gibson D J. Experimental analysis of intermediate disturbance and initial floristic composition: decoupling cause and effect. Ecology, 1995, 76: 486~492.
- [12] Hutchinson G E. Ecological aspects of succession in natural population. American Naturalist, 1941, 75: 406~418.
- [13] Whittaker R H. Dominance and diversity in land plant communities. Science, 1965, 147: 250~260.
- [14] Wilson J B. Mechanisms of species coexistence: twelve explanations for Hutchinson's 'Paradox of the Plankton': evidence from New Zealand plant communities. New Zealand Journal of Ecology, 1990, 13: 17~42.
- [15] Egler F E. Vegetation science concepts I. Initial floristic composition—a factor in old-field vegetation development. Vegetation, 1954, 4: 412~417.
- [16] Hobbs R J and Huenneke L F. Disturbance, diversity, and invasion: implications for conservation. Conservation Biology, 1992, 6(3): 324~337.
- [17] Belsky A J. Regeneration of artificial disturbance in grasslands of the Serengeti National Park, Tanzania II. Five years of successional change. Journal of Ecology, 1986, 74: 937~952.
- [18] Collins S L and Barber S C. Effects of disturbance on diversity in mixed-grass prairie. Vegetation, 1985, 64: 87~94.
- [19] Aubert M, Alard D, Burean F. Diversity of plant assemblages in managed temperate forests: a case study in Normandy(France). Forest Ecology and

- Management, 2003, 175: 321 ~ 337.
- [20] Abrams M D, Knapp A K, Hulbert L C. A ten-year record of aboveground biomass in a Kansas tallgrass prairie: effects of fire and topographic position. *American Journal of Botany*, 1986, 73: 1509 ~ 1515.
- [21] Hobbs R J. Disturbance as a precursor to weed invasion in native vegetation. *Plant Protection Quarterly*, 1991, 6: 99 ~ 104.
- [22] Bian B D J, Guo Q S, Ci B, *et al.* Effects of gap in primitive subalpine fir forest on diversity of herb and shrub in Tibet. *Journal of Applied Ecology*, 2004, 15(2): 191 ~ 194.
- [23] Buckley D S, Crow T R, Nauertz E A, *et al.* Influence of skid trails and haul roads on understory plant richness and composition in managed forest landscapes in Upper Michigan, USA. *Forest Ecology and Management*, 2003, 175: 509 ~ 520.
- [24] Sagar R, Raghubansi A S, Singh J S. Tree species composition, dispersion and diversity along a disturbance gradient in a dry tropical forest region of India. *Forest Ecology and Management*, 2003, 186: 61 ~ 71.
- [25] Grandpré L D and Bergeron Y. Diversity and stability of understorey communities following disturbance in the southern boreal forest. *Journal of Ecology*, 1997, 85: 777 ~ 784.
- [26] Whittaker R H. Evolution and measurement of species diversity. *Taxen*, 1972, 21: 213 ~ 251.
- [27] White P S. Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. *The Botanical Review*, 1979, 45: 229 ~ 299.
- [28] Mackey R L, Currie D J. The diversity—disturbance relationship: is it generally strong and peaked? *Ecology*, 2001, 82: 3479 ~ 3492.
- [29] Armesto J J, Pickett S T A. Experiments on disturbance in old-field plant communities: impact on species richness and abundance. *Ecology*, 1985, 66(1): 230 ~ 240.
- [30] Cannon C H, Peart D R, Leighton M. Tree species diversity in commercially logged Bornean rainforest. *Science*, 1998, 281: 1366 ~ 1368.
- [31] Lindenmayer D, McCarthy M A. Congruence between natural and human forest disturbance: a case study from Australian montane ash forests. *Forest Ecology and Management*, 2002, 155(1-3): 319 ~ 335.
- [32] Lorimer C G, White A S. Scale and frequency of natural disturbances in the northeastern US: implications for early successional forest habitats and regional age distributions. *Forest Ecology and Management*, 2003, 185: 41 ~ 64.
- [33] Onaandia M, Dominguez I, Albizu I, *et al.* Vegetation diversity and vertical structure as indicators of forest disturbance. *Forest Ecology and Management*, 2004, 195: 341 ~ 354.
- [34] Thomas S C, Halpern C B, Falk D A, *et al.* Plant diversity in managed forests: understory responses to thinning and fertilization. *Ecological Applications*, 1999, 9(3): 864 ~ 879.
- [35] Pascarella J B, Aide T M, Zimmerman J K. Short-term response of secondary forests to hurricane disturbance in Puerto Rico, USA. *Forest Ecology and Management*, 2004, 199: 379 ~ 393.
- [36] Jiang X L, Zhang W G, Yang Z Y, *et al.* The influence of disturbance on community structure and plant diversity of alpine meadow. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2003, 23(9): 1479 ~ 1485.
- [37] Luo J C, Wang Q S, Mou C C, *et al.* Plant diversity of *Pinus Koraiensis* forests under disturbance in Changbai Mountains of China. *Scientific Silvae Sinicae*, 1997, 33(6): 498 ~ 503.
- [38] Pandey S K, Shukla R P. Plant diversity and community patterns along the disturbance gradient in plantation forests of sal (*Shorea robusta* Gaertn.). *Current Science*, 1999, 77(6): 814 ~ 818.
- [39] Yang L M, Li J D, Yang Y F. β -diversity of grassland communities along gradient of grazing disturbance. *Journal of Applied Ecology*, 1999, 10(4): 442 ~ 446.
- [40] Zang R G, Xu H C. Advances in forest gap disturbance research. *Scientific Silvae Sinicae*, 1998, 34(1): 90 ~ 98.
- [41] Watt A S. Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology*, 1947, 35: 1 ~ 22.
- [42] Kneeshaw D D. Canopy gap characteristics and tree replacement in the southeastern boreal forest. *Ecology*, 1998, 79(3): 783 ~ 794.
- [43] Lertzman K P, Sutherland G D, Inselberg A, *et al.* Canopy gaps and the landscape mosaic in a coastal temperate rain forest. *Ecology*, 1996, 77(4): 1254 ~ 1270.
- [44] Schumann M E, White A S, Witham J W. The effects of harvest-created gaps on plant species diversity, composition, and abundance in a Maine oak pine forest. *Forest Ecology and Management*, 2002, 176: 543 ~ 561.
- [45] Wang Z P, Li X G, Shi S Y, *et al.* A comparison study on the species diversity between the gap and non-gap in Jinyun Mountain. *Journal of Applied Ecology*, 2003, 14(1): 7 ~ 10.
- [46] Zang R G, Wang B S, Liu J Y. The species diversity in gaps of different sizes and developmental stages in lower subtropical evergreen broad-leaved forest. *Journal of Applied Ecology*, 2000, 11(4): 485 ~ 488.
- [47] Brokaw N V L, Scheiner S M. Species composition in gaps and structure of a tropical forest. *Ecology*, 1989, 70(3): 538 ~ 541.
- [48] Poulson T L, Platt W J. Gap light regimes influence canopy tree diversity. *Ecology*, 1989, 70(3): 553 ~ 555.
- [49] Gray A N, Spies T A. Gap size, within-gap position and canopy structure effects on conifer seedling establishment. *Journal of Ecology*, 1996, 84: 635 ~ 645.
- [50] Schupp E W, Howe H F, Augspurger C K, *et al.* Arrival and survival in tropical treefall gaps. *Ecology*, 1989, 70(3): 562 ~ 564.
- [51] Connell J H. Some processes affecting the species composition in forest gap. *Ecology*, 1989, 70(3): 560 ~ 562.
- [52] Schuilck D W, Keeley J E, Bond W J. The intermediate disturbance hypothesis does not explain fire and diversity pattern in fynbos. *Plant Ecology*, 1997, 132: 77 ~ 84.

参考文献:

- [2] 刘志民,赵晓英.干扰与植被的关系. *草业科学*, 2002, 11(4): 1 ~ 9.
- [3] 叶林奇.干扰与生物多样性. *贵州大学学报(自然科学版)*, 2000, 17(2): 129 ~ 134.
- [6] 李政海,田桂泉,鲍雅静.生态学中的干扰理论及其相关概念. *内蒙古大学学报(自然科学版)*, 1997, 28(1): 130 ~ 134.
- [7] 陈利顶,傅伯杰.干扰的类型、特征及其生态学意义. *生态学报*, 2000, 20(4): 581 ~ 586.
- [8] 朱教君,刘足根.森林干扰生态研究. *应用生态学报*, 2004, 15(10): 1703 ~ 1710.
- [22] 边巴多吉,郭泉水,次柏,等.西藏冷杉原始林隙对草本植物和灌木树种多样性的影响. *应用生态学报*, 2004, 15(2): 191 ~ 194.
- [36] 江小蕾,张卫国,杨振宇,等.不同干扰类型对高寒草甸群落结构和植物多样性的影响. *西北植物学报*, 2003, 23(9): 1479 ~ 1485.
- [37] 罗菊春,王庆锁,牟长城,等.干扰对天然红松林植物多样性的影响. *林业科学*, 1997, 33(6): 498 ~ 503.
- [39] 杨利民,李建东,杨允非.草地群落放牧干扰梯度 β 多样性研究. *应用生态学报*, 1999, 10(4): 442 ~ 446.
- [40] 臧润国,徐化成.林隙(GAP)干扰研究进展. *林业科学*, 1998, 34(1): 90 ~ 98.
- [45] 王周平,李旭光,石胜友,等.缙云山森林林隙与非林隙物种多样性比较研究. *应用生态学报*, 2003, 14(1): 7 ~ 10.
- [46] 臧润国,王伯苏,刘静艳.南亚热带常绿阔叶林不同大小和发育阶段林隙的树种多样性研究. *应用生态学报*, 2000, 11(4): 485 ~ 488.