

# 景观生态学——概念与理论

邬建国

(美国亚利桑那州立大学生命科学系)

**Landscape Ecology - Concepts and Theories.** Wu Jianguo (*Department of Life Sciences, Arizona State University West, PO Box 37100, Phoenix, AZ 85069 - 7100*). *Chinese Journal of Ecology*, 2000, 19(1): 42 - 52.

Landscape ecology is an interdisciplinary field that has been rapidly developing in the past few decades. New ideas and perspectives that emphasize spatial heterogeneity, hierarchical linkages, and interactions between pattern, process, and scale have given the field an unique and significant identity. This paper is intended to review and synthesize the recent advances in landscape ecology, presenting a set of core concepts and theories, which include scale, pattern - process, spatial heterogeneity, edge effect, hierarchy theory, patch dynamics, patch - corridor - matrix model, island biogeographic theory, metapopulation theory, landscape connectivity, neutral models, and percolation theory.

**Key words:** landscape ecology, scale, pattern and process, spatial heterogeneity, hierarchy theory, edge effect, patch dynamics, metapopulation theory, landscape connectivity.

现代景观生态学是一门新兴的、正在深入开拓和迅速发展的学科。因此,不但欧洲和北美的景观生态学有显著不同,就是在北美景观生态学短暂的发展进程中也逐渐形成了不同的观点和论说。概括地说,景观生态学研究的重点主要集中在下列几个方面,即:空间异质性或格局的形成及动态;空间异质性与生态学过程的相互作用;景观的等级结构特征;格局 - 过程 - 尺度之间的相互关系;人类活动与景观结构、功能的反馈关系以及景观异质性(或多样性)的维持和管理<sup>[1~6]</sup>。反映这些研究重点的主要景观生态学概念和理论是什么呢?本文拟在总结该学科最近 20 多年来的发展的基础上,概括地阐述其中的一些主要概念和理论(图 2)。

## 1 景观和景观生态学

有关景观的定义,有多种表述,但一般讲是指反映内陆地形地貌景色的图象,诸

如草原、森林、山脉、湖泊等;或是某一地理区域的综合地形特征;或者是人们放眼所映获的自然景色。而生态学中,景观的定义可概括为狭义和广义两种。狭义景观是指几十公里至几百公里范围内,由不同生态系统类型所组成的异质性地理单元<sup>[1,2]</sup>。而反映气候、地理、生物、经济、社会和文化综合特征的景观复合体称为区域。狭义景观和区域可统称为宏观景观。广义景观则指出现在从微观到宏观不同尺度上的,具有异质性或缀块性的空间单元<sup>[3,4]</sup>。显然,广义景观概念强调空间异质性,其空间尺度则随研究对象、方法和目的而变化,而且它突出了生态学系统中多尺度和等级结构的特征。这一概念越来越广泛地为生态学家所关注和采用。因此,概言之,景观生态学是研究景观单元的类型组成、空间格局及其与生态学过程相互

作者简介:邬建国,博士。美国亚利桑那州立大学生命科学系教授。

作用的综合性学科。强调空间格局,生态学过程与尺度之间的相互作用是景观生态学研究的核心所在。

景观生态学的研究对象和内容可概括为三个基本方面。景观结构,即景观组成单元的类型,多样性及其空间关系;景观功能,即景观结构与生态学过程的相互作用,或景观结构单元之间的相互作用;

景观动态,即指景观在结构和功能方面随时间推移发生的变化<sup>[5]</sup>。景观的结构,功能和动态是相互依赖、相互作用的(图1)。这正如其它生态学组织单元(如种群、群落、生态系统)的结构与功能是相辅相成的一样,结构在一定程度上决定功能,而结构的形成和发展又受到功能的影响。景观生态学研究的具体内容很广,而且常常涉及

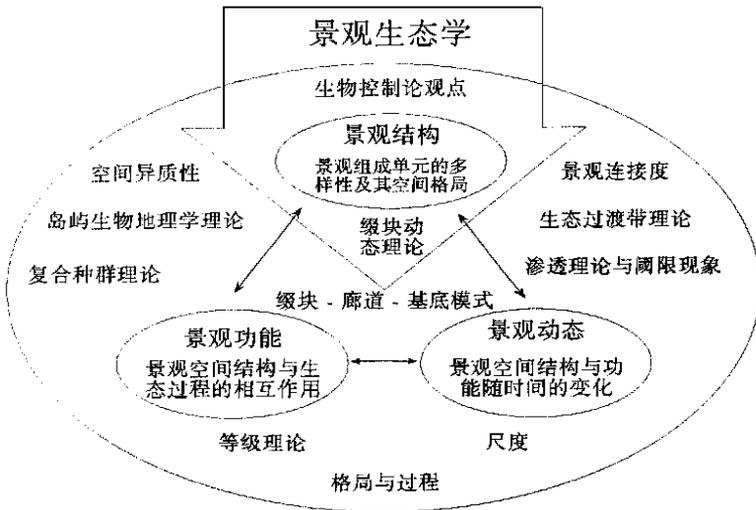


图1 景观结构、功能和动态的相互关系以及景观生态学中的基本概念和理论  
Fig. 1 The relationship among the structure function and dynamics of landscape and basic concepts and theories in landscape ecology

到不同组织层次的格局和过程。比如,景观结构特征与生理生态过程、生物个体行为、种群动态、群落动态以及生态系统在不同时空尺度上的作用都属于景观生态学观察、研究的范畴。

那么,景观生态学与其它生态学科的区别在哪呢?与其它生态学学科相比,景观生态学明确强调空间异质性、等级结构(hierarchical structure)和尺度(scale)在研究生态学格局和过程中的重要性。而人类活动对生态学系统的影响,也往往是在较大尺度上景观生态学的一个重要方面。虽然其它生态学科的研究内容也可笼统地说成是相应的生态学组织单元的结构、功能和动态,但景观生态学尤其突出空

间结构和生态学过程在多个尺度上的相互作用(图2)。因此,无论是从时间和空间上,还是从组织水平上而言,景观生态学研究的尺度域(domains of scale)都比其它学科更宽。

## 2 景观生态学中的一些主要概念和理论

下面,我们就集中讨论景观生态学中的若干主要概念和理论(图2)。它们是:尺度及其有关概念,格局与过程,空间异质性和缀块性,等级理论,边缘效应,缀块动态理论,缀块-廊道-基底模式,种-面积关系和岛屿生物地理学理论,复合种群理论,以及景观连接度、中性模型和渗透理论。

### 2.1 尺度及其有关概念

尺度一般是指对某一研究对象或现象在空间上或时间上的量度,分别称为空间尺度和时间尺度。此外,组织尺度(organizational scale)的概念,即在由生态学组织

层次(如个体、种群、群落、生态系统、景观)组成的等级系统中的位置,也广为使用。在景观生态学中,尺度往往以粒度(grain)和幅度(extent)来表达<sup>[7]</sup>。空间粒度指景

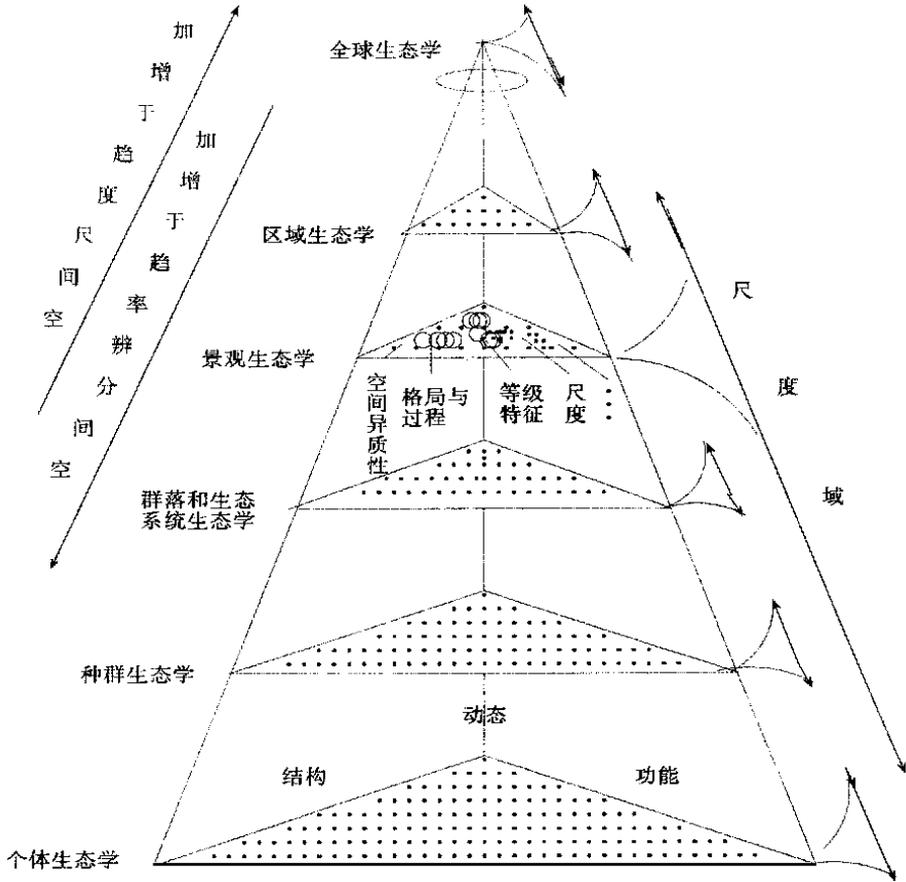


图 2 景观生态学与其它生态学学科的关系以及一些突出特点

Fig. 2 The relationship of landscape ecology to other ecological disciplines and some of its salient characteristics

观中最小可辨识单元所代表的特征长度、面积或体积。例如,在不同观察高度上放眼望去,生态学家会发现对于同一森林景观,其最小可辨识结构单元会随着距离而发生变化,在某一观察距离上的最小可辨识景观单元则代表了该景观的空间粒度。对于空间数据或图相资料而言,其粒度对应于最大分辨率或像元(pixel)大小。时间粒度则指某一现象或事件发生的频率或时间间隔。例如,某一生态演替研究中的取

样时间间隔或某一干扰事件发生的频率,都是时间粒度的例子。幅度是指研究对象在空间或时间上的持续范围。具体地说,研究区域的总面积决定该研究的空间幅度;研究项目持续多久,则确定其时间幅度。一般而言,从个体、种群、群落、生态系统、景观直到到全球生态学,粒度和幅度均趋于增加。粒度和幅度相互联系,但又不相同。为此,在讨论尺度问题时,经常有必要将粒度和幅度加以区分。

在景观生态学中,尺度一词的用法往往不同于地理学或地图学中的比例尺(虽然尺度和比例尺的英文均为 Scale)。一般而言,大尺度(或粗尺度,coarse scale)常指较大空间范围内的景观特征,往往对应于小比例尺、低分辨率;而小尺度(或细尺度, fine scale)则常指较小空间范围内的景观特征,往往对应于大比例尺、高分辨率。在景观生态学研究,人们往往需要利用某一尺度上所获得的信息或知识来推测其它尺度上的特征,这一过程即所谓尺度推绎(scaling)。尺度推绎包括尺度上推(scaling up)和尺度下推(scaling down)。由于生态学系统的复杂性,尺度推绎往往采用数学模型和计算机模拟作为其重要工具。

## 2.2 格局与过程

景观生态学中的格局,往往是指空间格局,即缀块和其它组成单元的类型、数目以及空间分布与配置等。空间格局可粗略地描述为随机型、规则型和聚集型。更详细的景观结构特征和空间关系可通过一系列景观指数和空间分析方法加以量化<sup>[7-8]</sup>。与格局不同,过程则强调事件或现象发生、发展的程序和动态特征。景观生态学常常涉及到的生态学过程包括种群动态、种子或生物体的传播、捕食者和猎物的相互作用、群落演替、干扰扩散、养分循环,等等。

## 2.3 空间异质性和缀块性

空间异质性(spatial heterogeneity)是指生态学过程和格局在空间分布上的不均匀性及其复杂性。这一名词在生态学领域应用广泛,其涵义和用法亦有多种。具体地讲,空间异质性一般可理解为是空间缀块性(patchiness)和梯度(gradient)的总和。而缀块性则主要强调缀块的种类组成特征及其空间分布与配置关系,比异质性在概念上更为具体化。因此,空间格局、异质性

和缀块性在概念上和实际应用中都是相互联系,但又略有区别的一组概念。最主要的共同点在于它们都强调非均质性,以及对尺度的依赖性(图3)。

## 2.4 等级理论

等级理论(hierarchy theory)是20世纪60年代以来逐渐发展形成的、关于复杂系统的结构、功能和动态的系统理论。它的发展是基于一般系统论、信息论、非平衡态热力学,数学以及现代哲学的有关理论<sup>[4,9,10]</sup>。根据等级理论,复杂系统具有离散性等级层次(discrete hierarchical levels),据此,对这些系统的研究可得以简化。一般而言,处于等级系统中高层次的行为或动态常表现出大尺度、低频率、慢速度特征;而低层次行为或过程的行为或动态则表现出小尺度、高频率、快速度的特征。不同等级层次之间还具有相互作用的关系,即高层次对低层次有制约作用(constraints),而低层次则为高层次提供机制和功能,由于其低频率、慢速度的特点,这些制约在分析研究中往往可表达为常数;另一方面,由于其快速度、高频率的特点,低层次的信息则常常只需要以平均值的形式来表达(滤波效应,filtering)。

等级系统具有垂直结构(即等级层次)和水平结构。就其垂直结构而言,有巢式和非巢式等级系统。在巢式系统中,每一层次均由其下一层次组成,二者具有完全包含与被包含的对应关系(例如,分类等级系统:界-门-科-属-种;军队组成单元系统:军-师-旅-团-营-连-排-班-兵)。在非巢式系统中,不同等级层次由不同实体单元组成,因此上下层次之间不具有包含与被包含的关系(如军队官衔等级系统:司令-军长-师长-旅长-团长-营长.....)。在巢式系统中,高层次的特征常常可由低层次的特征来推测,而这一

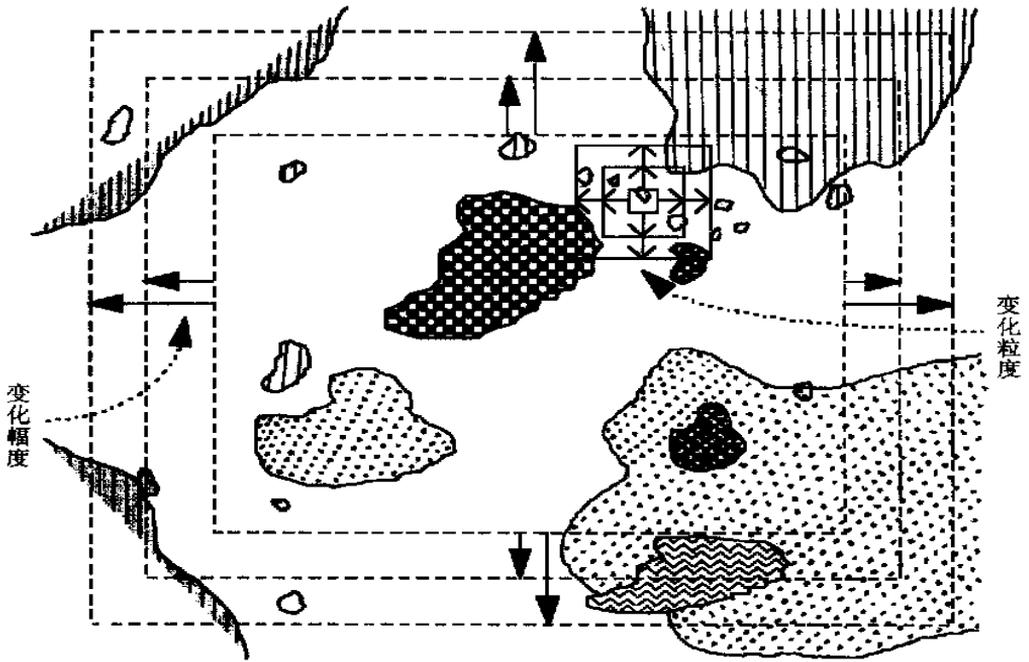


图 3 空间异质性, 缀块性和空间格局及其对尺度(粒度和幅度)依赖性  
 当景观幅度(整个研究区域, 图中虚线框)和粒度(样方或取样面积, 图中实线框)  
 改变时, 生态学家所观察到的空间异质性的也随着变化(根据 Wiens 等[26] 修改重绘)

Fig. 3 Spatial heterogeneity, patchiness, pattern and their dependency on scale (grain and extent)  
 As spatial extent (dashed lines) and grain (solid lines) change, spatial heterogeneity observed  
 by the ecologist also changes

规律在非巢式系统中则不常见。从另一方面而言, 只在高层次上才表现出来的超特征 (emergent properties) 现象在非巢式系统中更易观察到。就等级系统的水平结构而言, 每一层次由不同的亚系统或整体元 (holons) 组成。整体元具有两面性或双向性, 即对其低层次表现出相对自我包含的整体特性, 对其高层次则表现出从属组分的受约特性 (图 4)。必须指出, 等级系统垂直结构层次的离散性并非绝对, 往往是人们感性认识的产物。而这种分析方法给研究复杂系统带来方便。实质上有些等级系统的垂直层次可能是连续性。

等级理论最根本的作用在于简化复杂系统, 以便达到对其结构、功能和行为的理解和预测。许多复杂系统, 包括景观系统在内, 大多可视为等级结构。将这些系统

中繁多相互作用的组分按照某一标准进行组合, 赋之于层次结构, 是等级理论的关键一步。某一复杂系统是否能够被由此而化简或其化简的合理程度常称为系统的“可分解性”(decomposability)。显然, 系统的可分解性是应用等级理论的前提条件。用来“分解”复杂系统的标准常包括过程速率 (如周期、频率、反应时间等) 和其它结构和功能上表现出来的边界或表面特征 (如不同等级植被类型分布的温度和湿度范围, 食物链关系, 景观中不同类型缀块边界)。基于等级理论, 在研究复杂系统时一般至少需要同时考虑三个相邻层次: 即核心层次、其上一层和其下一层次 (图 4)。只有如此, 方能较全面地了解、认识和预测所研究的对象。近年来, 等级系统理论对景观生态学的兴起和发展起了重大作用。其

最为突出的贡献在于,它大大增强了生态学家的“尺度感”,为深入认识和理解尺度的重要性以及发展多尺度景观研究方法起了显著的促进作用<sup>[11]</sup>。

### 2.5 边缘效应

边缘效应 (edge effect) 即指缀块边缘

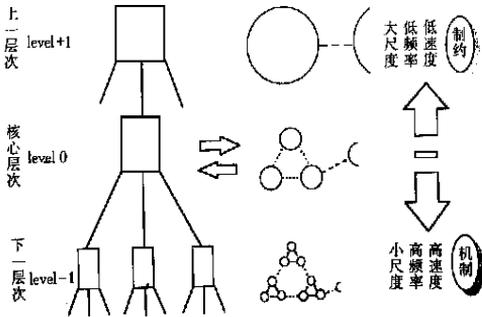


图 4 等级系统中相邻层次之间的关系  
核心层次 (Level 0) 是根据研究对象而确定的中心尺度,它是上一层次 (Level + 1) 的组成部分,其行为受到上一层次的制约。核心层次本身又是由若干处于下一层次 (Level - 1) 上的单元而构成的。而这些单元的相互作用是产生核心层次上各种行为的机制所在

Fig. 4 The relationship between adjacent levels in hierarchical systems  
The focal level (level 0) represents the scale that characterizes the phenomenon of interest. The behavior of level 0, as a part of next up - level, is constrained by the next up - level (level + 1). On the other hand, components at the next down level constitute level 0 where the dynamics and mechanisms of level 0 are usually sought

部分由于受外围影响而表现出与缀块中心部分不同的生态学特征的现象<sup>[12]</sup>。缀块中心部分在气象条件(如光、温度、湿度、风速),物种的组成,以及生物地球化学循环方面,都可能与其边缘部分不同。许多研究表明,缀块周界部分常常具有较高的物种丰富度和第一性生产力。有些物种需要较稳定的生物条件,往往集中分布在缀块中心部分,故称为内部种 (interior species)。而另一些物种适应多变的环境条件,主要分布在缀块边缘部分,则称为边缘种 (edge species)。然而,有许多物种的

分布是介乎这二者之间的。当缀块的面积很小时,内部 - 边缘环境分异不复存在,因此整个缀块便会全部为边缘种或对生境不敏感的物种占据。显然,边缘效应是与缀块的大小以及相邻缀块和基底特征密切相关的。

缀块的结构特征对生态系统的生产力、养分循环和水土流失等过程都有重要影响。例如,若缀块大小不同,其生物量在数量和空间分布上亦往往不同。由于边缘效应,生态系统光合作用效率以及养分循环和收支平衡特点,都会受到缀块大小及有关结构特征的影响。缀块边缘常常是风蚀或水土流失的起始或程度严重之处。一般而言,缀块越小,越易受到外围环境或基底中各种干扰的影响。而这些影响的大小不仅与缀块的面积有关,同时也与缀块的形状及其边界特征有关。

缀块的形状是多种多样的,其特点可以用长宽比、周界 - 面积比、以及分维数等方法来描述。例如,缀块长宽比或周界面积比越接近正方形和圆形的值,其形状就越“紧密”。根据形状和功能的一般性原理,紧密型形状有利于储蓄能量、养分和生物;而松散型形状(如长、宽比很大或边界蜿蜒多曲折),易于促进缀块内部与外围环境的相互作用,尤其是能量、物质和生物方面的交换。景观缀块的形状与缀块边界的特征(如形状、宽度、可透性等)对生态学过程的影响是多种多样、极为复杂的。目前,虽然这方法已然出现了一些新颖而颇具启发性的概念模型,但实际研究尚少,这是景观生态学研究的重点和难点之一。

### 2.6 缀块动态理论

缀块动态的概念,至少可追溯到 1947 年英国生态学家 Watt 提出的“格局与过程”学说 (pattern - process hypothesis)<sup>[13]</sup>。Watt 认为,生态学系统是缀块镶嵌体,缀块的个

体行为和镶嵌体综合特征决定生态系统的结构和功能。这种思想在苏联地植物学中也存在已久(如植物小群落、镶嵌群落或复合群落等概念)。其后,特别是70年代以来,缀块动态概念被广泛地运用到种群和群落生态学的理论与实践研究之中,并逐渐发展成为生态学中一新理论<sup>[4,14]</sup>。Wu和Loucks<sup>[4]</sup>在总结前人研究工作的基础上,进而提出了等级缀块动态范式(paradigm)。等级缀块动态范式的要点包括:生态学系统是由缀块镶嵌体组织的等级系统;生态学系统的动态是缀块个体行为和相互作用的总体反映;格局-过程-尺度观点,即过程产生格局,格局作用于过程,而二者关系又依赖于尺度;非平衡观点,即非平衡现象在生态学系统中普遍存在,局部尺度上的非平衡和随机过程往往是系统稳定性的组成部分;兼容机制(incorporation)和复合稳定性(metastability)。兼容是指小尺度上、高频率、快速度的非平衡态过程,被整合到较大尺度上稳定过程的现象。而这种在较大尺度上表现出来的“准稳定性”往往是缀块复合体的特征,因而称之为“复合稳定性”。

等级缀块动态范式最突出的特点,就是空间缀块性和等级理论的有机结合,以及格局、过程和尺度的辩证统一。因此,这一理论的发展还有赖于也同时有利于复合种群动态以及景观生态学研究。

## 2.7 缀块-廊道-基底模式

Forman和Godron<sup>[2]</sup>认为,组成景观的结构单元不外有三种:缀块、廊道和基底。缀块泛指与周围环境在外貌或性质上不同,但又具有一定内部均质性(homogeneity)的空间部分。这种所谓的内部均质性,是相对于其周围环境而言的。具体地讲,缀块包括植物群落、湖泊、草原、农田、居民区等。因而其大小、类型、形状、边界以及内部均质程度都会显现出很大的不

同。廊道是指景观中与相邻两边环境不同的线性或带状结构。常见的廊道包括农田间的防风林带、河流、道路、峡谷、和输电线路等。廊道类型的多样性,导致了其结构和功能方法的多样化。其重要结构特征包括:宽度、组成内容、内部环境、形状、连续性以及与周围缀块或基底的作用关系。廊道常常相互交叉形成网络(network),使廊道与缀块和基底的相互作用复杂化。基底是指景观中分布最广、连续性也最大的背景结构,常见的有森林基底、草原基底、农田基底、城市用地基底,等等。在许多景观中,其总体动态常常受基底所支配。

基于长期以来许多领域的研究成果,尤其是岛屿生物地理学和群落缀块动态研究,近年来以缀块、廊道和基底为核心的一系列概念、理论和方法逐渐形成了现代景观生态学的一个重要方面。Forman<sup>[5]</sup>称之为景观生态学的“缀块-廊道-基底模式”。这一模式为我们提供了一种描述生态学系统的“空间语言”,使得对景观结构、功能和动态的表述更为具体、形象。而且,缀块-廊道-基底模式还有利于考虑景观结构与功能之间的相互关系,比较它们在时间上的变化。然而,必须指出,在实际研究中,要确切地区分缀块、廊道和基底有时是很困难的,也是不必要的。广义而言,把所谓基底看作是景观中占绝对主导地位的缀块亦未尝不可。另外,因为景观结构单元的划分总是与观察尺度相联系,所以缀块、廊道和基底的区分往往是相对的。例如,某一尺度上的缀块可能成为较小尺度上的基底,或许又是较大尺度上廊道的一部分。

## 2.8 种-面积关系和岛屿生物地理学理论

景观中缀块面积的大小、形状以及数目,对生物多样性和各种生态学过程都会有影响。例如,物种数量( $S$ )与生境面积

(A)之间的关系常表达为:

$$S = cA^z$$

式中  $c$  和  $z$  为常数。应用上述关系式时,须注意二个重要前提: 所研究生境中物种迁移(Immigration)与绝灭(Extinction)过程之间达到生态平衡态; 除面积之外,所研究生境的其它环境因素都相似。尽管在生境缀块研究中常常难以同时满足这两条要求,但种-面积关系已被广泛地应用于岛屿生物地理学、群落生态学以及正在迅速发展的景观生态学中。考虑到景观缀块的不同特征,种与面积的一般关系可表达为:

物种丰富度(或种数) =  $f$  (生境多样性、干扰、缀块面积、演替阶段、基底特征缀块隔离程度)

一般而言,缀块数量的增加常伴随着物种的增加。岛屿生物地理学理论将生境缀块的面积和隔离程度与物种多样性联系在一起,成为许多早期北美景观生态学研究的基础<sup>[15,16]</sup>。因此,可以认为,它对缀块动态理论以及景观生态学的发展起了重要的启发作用。岛屿生物地理学理论的一般数学表达式为:

$$dS/dt = I - E$$

式中的  $S$  为物种数,  $t$  为时间,  $I$  为迁居速率(是种源与缀块间距离  $D$  的函数),  $E$  为绝灭速率(是缀块面积  $A$  的函数)。岛屿生物地理学理论的最大贡献之一,就是把缀块的空间特征与物种数量巧妙地用一个理论公式联系在一起,这为此后的许多生态学概念和理论奠定了基础。

## 2.9 复合种群理论

美国生态学家 Richard Levins 在 1970 年创造了复合种群(metapopulation)一词,并将其定义为“由经常局部性绝灭,但又重新定居而再生的种群所组成的种群”<sup>[17]</sup>。换言之,复合种群是由空间上相互隔离但又有功能联系(繁殖体或生物个体的交流)的二个或二个以上的亚种群(Subpopulations)组

成的种群缀块系统。亚种群生存在生境缀块中,而复合种群的生存环境则对应于景观镶嵌体。“复合”一词正是强调这种空间复合体特征。关于种群的空间异质性及其遗传学效应,早在 40 和 50 年代期间就已有研究<sup>[18,19]</sup>。这些早期研究为复合种群理论的发展奠定了重要的基础。然而,需要指出的是所有种群都生存在空间异质性大小程度不同的生境中,但它们不全是复合种群。复合种群理论有两个基本要点:一是亚种群频繁地从生境缀块中消失(缀块水平的局部性绝灭);二是亚种群之间存在生物繁殖体或个体的交流(缀块间和区域性定居过程),从而使复合种群在景观水平上表现出复合稳定性。因此,复合种群动态往往涉及到三个空间尺度<sup>[20]</sup>,即

亚种群尺度或缀块尺度(subpopulation or patch scale)。在这一尺度上,生物个体通过日常采食和繁殖活动发生非常频繁的相互作用,从而形成局部范围内的亚种群单元。

复合种群和景观尺度(metapopulation or landscape scale)。在这一尺度上,不同亚种群之间通过植物种子和其它繁殖体传播,或动物运动发生较频繁的交换作用。这种经常靠外来繁殖体或个体维持生存的亚种群所在的缀块称为“汇缀块”(sink patch),而提供给汇缀块生物繁殖体和个体的称为“源缀块”(source patch)。

地理区域尺度(geographical region scale)。这一尺度代表了所研究物种的整个地理分布范围,即生物个体或种群的生长和繁殖活动不可能超越这一空间范围。在这一区域内,可能有若干个复合种群存在,但一般来说它们很少相互作用。但在考虑很大的时间尺度时(如进化或地质过程),地理区域范围内的一些偶发作用也会对复合种群的结构和功能特征有显著影响。

在复合种群动态的研究中,数学模型一直起着主导作用。Levin<sup>[21]</sup>发展了最早也最有代表性的复合种群动态模型(缀块占有率模型,patch - occupancy models),这类复合种群动态模型的数学形式为:

$$dP/dt = mp(1 - p) - ep$$

式中, $p$  是表示被某一物种个体占据的缀块比例, $m$  和  $e$  分别是与所研究物种的定居能力和灭绝速率有关的常数。这一表达式可以推广到物种竞争,或捕食者与猎物系统(其对应的数学模型则成为微分方程组)。

复合种群理论,是关于种群在景观缀块复合体中运动和消长的理论,也是关于空间格局和种群生态学过程相互作用的理论。因此,它是等级缀块动态理论在种群生态学中的体现。目前,虽然关于复合种群动态的野外实验研究才刚刚开始。但显而易见,这些研究对于检验、充实和完善复合种群理论是十分必要的。而这一理论对景观生态学和保护生物学均都具有重要的意义<sup>[20,22]</sup>。

## 2.10 景观连接度、中性模型和渗透理论

景观连接度是对景观空间结构单元相互之间连续性的量度。它包括结构连接度(structural connectivity)和功能连接度(functional connectivity)。前者指景观在空间上直接表现出的连续性,可通过卫片、航片或视觉器官观察来确定。后者是以所研究的生态学对象或过程的特征尺度来确定的景观连续性。例如,种子传播距离、动物取食和繁殖活动的范围,以及养分循环的空间幅度等,都与景观结构连续性相互作用,并一起来确定景观的功能连接度。因此,景观连接度密切地依赖于观察尺度和所研究对象的特征尺度,即某现象集中出现的尺度。不考虑生态学过程,单纯考虑景观的结构连接度是没有什么意义的。

景观连接度对生态学过程(如种群动态、水土流失过程、干扰蔓延等)的影响,具有临界阈限特征(critical threshold characteristics)。渗透理论已被广泛地应用于景观生态学研究之中,以进一步探究和预测这些特征<sup>[23~24]</sup>。渗透理论最初是用以描述胶体和玻璃类物质的物理特性的,并逐渐成为研究流体在聚合材料媒介中运动的理论基础。渗透理论最突出的要点,就是当媒介的密度达到某一临界值(critical density)时,渗透物突然能够从媒介的一端到达另一端。因此,物理学家可能应用渗透理论来理解和预测这样的问题:在某种不导电的媒介中加入多少金属材料(如黄金等贵重金属)才能使其导电?这一结果自然会使我们联想到能量、物质和生物在景观镶嵌体中的运动。对于这些生态学过程而言,是否也存在某种景观连接度临界值,从而产生类型于渗透过程的突变或阈限现象?比如说,植被复盖度达到多少时流动沙丘则可得固定?生境面积占有整个景观面积的多少时某一物种才能幸免于生境破碎化作用而长期生存?

生态学中确实存在不少临界阈限现象。例如,流行病的爆发与感染率、潜在被传染者和传播媒介之间的关系;大火蔓延与森林中燃烧物质积累量及空间连续性之间的关系;生物多样性的衰减与生境破碎化(habitat fragmentation)之间的变化,都在不同程度上表现出临界阈限特征。此外,害虫种群爆发和外来种侵入过程也表现出类似特征,因此,渗透理论对于研究景观结构(特别是连接度)和功能之间的关系,颇具启发性和指导意义。

自 80 年代以来,渗透理论在景观生态学研究中的应用日益广泛,并逐渐地作为一种景观中性模型(neutral models)而著称<sup>[23,24]</sup>。生态学中性模型是指不包含任

何具体生态学过程或机理的,只产生数学上或统计学上所期望的时间或空间格局的模型。Gardner 等<sup>[23]</sup>相应地将景观中性模型定义为“不包含地形变化、空间聚集性、干扰历史和其它生态学过程及其影响的模型”。景观中性模型的最大作用就是为研究景观格局和过程的相互作用提供一个参照系统。通过比较真实景观和随机渗透系统的结构和行为特征,可以检验有关景观格局和过程关系的假设。渗透理论基于简单随机过程,并有显著的而且可预测的阈限特征,因此是非常理想的景观中性模型。它已经被用于研究景观连接度和干扰(如火)的蔓延,种群动态等生态学过程。一般认为,实际景观中的临界景观连接度通常比随机渗透现象中的临界密度要低一些。最近的一些野外实验研究表明,动物个体在景观镶嵌体中的“渗透”不但依赖于景观结构,而且还决定于动物的行为学特征。无疑,这类实验体现了渗透理论对实际研究的指导意义,而且会促进对景观格局和生态学过程之间的相互作用的理解。

### 3 结 语

景观生态学是一门横跨自然和社会科学的综合学科,其研究领域十分广阔。许多景观生态学研究不但涉及到其它生态学和生物学分支学科,而且还常常涉及到土壤学、地质学、地理学、水文学、气候和气象学,以及一系列社会、经济学科。然而,景观生态学研究最突出的特点是强调空间异质性、生态学过程和尺度以及它们相互之间的关系<sup>[3~5,25~30]</sup>。其主要概念和理论包括:尺度及其有关概念,格局与过程,空间异质性和缀块性,等级理论,边缘效应,缀块动态理论,缀块-廊道-基底模式,种-面积关系和岛屿生物地理学理论,复合种群理论,以及景观连接度、中性模型和渗透理论。本文

在总结该学科最新发展的基础上,就这些概念和理论进行了系统的论述。

景观生态学的研究方法也相应地具有多学科的特点。由于其起源与区域地理学和植被科学十分密切,早期的景观生态学方法主要是利用航片、各种照片和地图资料来研究景观的结构和动态,以区域地理和植被调查方法为特点。随着科学和技术的迅速发展,尤其是遥感技术和地理信息系统(GIS)的发展,现代景观生态学在研究宏观尺度上景观结构、功能和动态诸方面的方法也发生了显著变化。80年代以来,北美景观生态学的蓬勃兴起,不但使该领域在概念和理论上焕然一新,而且还发展了一系列以空间格局分析和动态模拟模型为特点的景观生态学数量方法<sup>[7~8,26,28]</sup>。对于任何学科来讲,其研究内容决定其研究方法的类型和发展方向;而研究方法上的成熟和创新不但充实和完善已存在的研究内容,而且往往能够提出先前未能考虑到或不能解决的新问题,从而拓宽和深化研究领域。景观生态学方法的发展正是体现了这样一种关系。

景观生态学的发展从一开始就与土地规划、管理和恢复等实际问题密切联系。自80年代以来,随着景观生态学概念、理论和方法的不断扩展和完善,其应用也越来越广泛。其中最突出的包括在保护生物学、景观规划、自然资源管理等方面的应用。传统的生态学思想强调生态学系统的平衡态、稳定性、均质性、确定性以及可预测性。这一自然均衡范式在自然保护和资源管理的应用中长期以来占有重要地位。但是,生态学系统并非处在“均衡”状态,时间和空间上的缀块性或异质性才是它们的普遍特征。不断增加的人为干扰使这些特征愈为突出。因此,强调多尺度上空间格局和生态学过程相互作用,以及等级结构

和功能的景观生态学观点,为解决实际环境和生态学问题提供了一个更合理、更有效的概念构架。

### 参考文献

- [1] 陈昌笃. 论地生态学. 生态学报, 1986, 6(4): 289 - 294.
- [2] Forman, R. T. T. and M. Godron. Landscape Ecology. John Wiley & Sons, New York, 1986.
- [3] Pickett, S. T. A. and M. L. Cadenasso. Landscape ecology: spatial heterogeneity in ecological systems. *Science*, 1995, 269:331 - 334.
- [4] Wu, J. and O. L. Loucks. From balance of nature to hierarchical patch dynamics: a paradigm shift in ecology. *Q. Rev. Biol.*, 1995, 70(4): 439 - 466.
- [5] Forman, R. T. T. Landscape Mosaics: The Ecology of Landscapes and Regions. Cambridge University Press, Cambridge, 1995.
- [6] Risser, P. G. et al. Landscape ecology: directions and approaches. Special Pub. No. 2. Illinois Natural History Survey, Champaign, 1984.
- [7] Turner, M. G. and R. H. Gardner (eds). Quantitative Methods in Landscape Ecology. Springer - Verlag, New York, 1991.
- [8] Frohn, R. C. Remote Sensing for Landscape Ecology: New Metric Indicators for Monitoring, Modeling, and Assessment of Ecosystems. CRC Press, Boca Raton, 1997.
- [9] 邬建国. 耗散结构、等级系统理论与生态系统. 应用生态学报, 1991, 2(2): 181 - 186.
- [10] O'Neill, R. V. et al. A Hierarchical Concept of Ecosystems. Princeton University Press, Princeton, 1986.
- [11] Wu, J. Hierarchy and scaling: Extrapolating information along a scaling ladder. Canadian Journal of Remote Sensing. (in press). 1999.
- [12] Dramstad, W. E. et al. Landscape Ecology Principles in landscape Architecture and Land - Use Planning. Island Press, Washington, DC, 1996.
- [13] Watt, A. S. Pattern and process in the plant community. *J. Ecol.*, 1947, 35: 1 - 22.
- [14] Pickett, S. T. A. et al. Patch dynamics and the ecology of disturbed ground. In: L. R. Walker (ed.), Ecosystems of the World: Ecosystems of Disturbed Ground. Elsevier Science Publishers, 1999.
- [15] 邬建国. 岛屿生物地理学理论: 模型与应用. 生态学杂志, 1989, 8(6): 34 - 39.
- [16] Wu, J. and J. L. Vankat. Island Biogeography: Theory and Applications. In: W. A. Nierenberg (ed), Encyclopedia of Environmental Biology, Vol. II, Academic Press, New York, 1995. 371 - 379.
- [17] Levins, R. Extinction. In: M. Gerstenhaber (ed), Some Mathematical Problems in Biology. American Mathematical Society, 1970. 77 - 107.
- [18] Wright, S. Breeding structure of populations in relation to speciation. *Am. Nat.*, 1940, 74: 232 - 248.
- [19] Andrewartha, H. G. and L. C. Birch. The Distribution and Abundance of Animals. University of Chicago Press, Chicago, 1954.
- [20] Gilpin, M. E. and I. Hanski (eds). Metapopulation dynamics. Academic Press, London, 1991.
- [21] Levins, R. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bull. Entom. Soc. Am.*, 1969, 15: 237 - 240.
- [22] Hanski, I. A. and M. E. Gilpin (eds). Metapopulation Biology: Ecology, Genetics, and Evolution. Academic Press, San Diego, 1997.
- [23] Gardner, R. H. et al. Neutral models for the analysis of broad - scale landscape pattern. *Landscape Ecol.*, 1987, 1: 19 - 28.
- [24] Gardner, R. H. et al. A percolation model of ecological flows. In: A. J. Hansen and F. di Castri (eds), Landscape Boundaries: Consequences for Biotic Diversity and Ecological Flows. Springer - Verlag, New York, 1992. 259 - 269.
- [25] 邬建国. 生态学范式变迁综论. 生态学报, 1996, 16(5): 449 - 460.
- [26] Wiens, J. A. et al. Ecological mechanisms and landscape ecology. *Oikos*, 1993, 66: 369 - 380.
- [27] Wiens, J. A. Landscape mosaics and ecological theory. In: L. Hansson, L. Fahrig and G. Merriam (eds), Mosaic Landscapes and Ecological Processes. Chapman & Hall, London, 1995. 1 - 26.
- [28] Wu, J. and S. A. Levin. A spatial patch dynamic modeling approach to pattern and process in an annual grassland. *Ecol. Monogr.*, 1994, 64(4): 447 - 464.
- [29] Reynolds, J. and J. Wu. Do landscape structural and functional units exist? In: Tenhunen, J. D. and P. Kabat, eds. Integrating Hydrology, Ecosystem Dynamics, and Biogeochemistry in Complex Landscapes. John Wiley, 1999. 275 - 298.
- [30] Wu, J. et al. Effects of changing spatial scale on the results of statistical analysis with landscape data: A case study. *Geographic Information Sciences*, 1997, 3: 30 - 41.

(收稿: 1999年3月1日)