

中国科学院研究生教学丛书

景观生态学

肖笃宁 李秀珍 高峻 常禹 李团胜 编著

科学出版社

北京

内 容 简 介

本书深入系统地介绍了景观生态学的理论体系和实际应用,结合国内外最新的研究动态和成果,在继承传统生态学基本思想的基础上融合了地学的相关概念,在研究方法上也与现代地学信息手段紧密结合。书中所举的案例大多来自国内的材料,翔实生动,易于理解。本书可供地学、生态学、环境科学、农林科学等学科的研究生和科研人员学习与参考。

图书在版编目(CIP)数据

景观生态学/肖笃宁,李秀珍等编著. —北京:科学出版社,2003
(中国科学院研究生教学丛书)

ISBN 7-03-010628-8

I. 景… II. ①肖…②李… III. 环境地理学-研究生-教材 IV. X144

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2002)第 040062 号

责任编辑:秦国英 彭克里 吴慧涵/责任校对:包志虹

责任印制:安春生/封面设计:槐寿明

科学出版社 出版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2003 年 3 月第 一 版 开本:787×1092 1/16

2005 年 1 月第三次印刷 印张:14 3/4 插页:4

印数:5 001—7 000 字数:332 000

定价:26.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换〈环伟〉)

《中国科学院研究生教学丛书》总编委会

主任：

白春礼

副主任：

何 岩 师昌绪 杨 乐 汪尔康 沈允钢
黄荣辉 叶朝辉

委员：

朱清时 叶大年 王 水 施蕴渝 余翔林
冯克勤 冯玉琳 高 文 洪友士 王东进
龚 立 吕晓澎 林 鹏

《中国科学院研究生教学丛书》地学学科编委会

主 编：

黄荣辉

副主编：

叶大年

编 委：

章 申 秦大河 石耀霖 丁仲礼 蔡运龙

《中国科学院研究生教学丛书》序

在 21 世纪曙光初露,中国科技、教育面临重大改革和蓬勃发展之际,《中国科学院研究生教学丛书》——这套凝聚了中国科学院新老科学家、研究生导师们多年心血的研究生教材面世了。相信这套丛书的出版,会在一定程度上缓解研究生教材不足的困难,对提高研究生教育质量起着积极的推动作用。

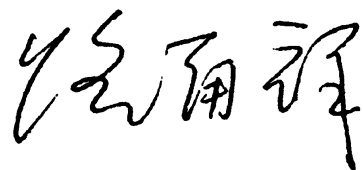
21 世纪将是科学技术日新月异,迅猛发展的新世纪。科学技术将成为经济发展的最重要的资源和不竭的动力,成为经济和社会发展的首要推动力量。世界各国之间综合国力的竞争,实质上是科技实力的竞争。而一个国家科技实力的决定因素是它所拥有的科技人才的数量和质量。我国要想在 21 世纪顺利地实施“科教兴国”和“可持续发展”战略,实现邓小平同志规划的第三步战略目标——把我国建设成中等发达国家,关键在于培养造就一支数量宏大、素质优良、结构合理、有能力参与国际竞争与合作的科技大军。这是摆在我国高等教育面前的一项十分繁重而光荣的战略任务。

中国科学院作为我国自然科学与高新技术的综合研究与发展中心,在建院之初就明确了出成果出人才并举的办院宗旨,长期坚持走科研与教育相结合的道路,发挥了高级科技专家多、科研条件好、科研水平高的优势,结合科研工作,积极培养研究生;在出成果的同时,为国家培养了数以万计的研究生。当前,中国科学院正在按照江泽民同志关于中国科学院要努力建设好“三个基地”的指示,在建设具有国际先进水平的科学研究基地和促进高新技术产业发展基地的同时,加强研究生教育,努力建设好高级人才培养基地,在肩负起发展我国科学技术及促进高新技术产业发展重任的同时,为国家源源不断地培养输送大批高级科技人才。

质量是研究生教育的生命,全面提高研究生培养质量是当前我国研究生教育的首要任务。研究生教材建设是提高研究生培养质量的一项重要基础性工作。由于各种原因,目前我国研究生教材的建设滞后于研究生教育的发展。为了改变这种情况,中国科学院组织了一批在科学前沿工作,同时又具有相当教学经验的科学家撰写研究生教材,并以专项资金资助优秀的研究生教材的出版。希望通过数年努力,出版一套面向 21 世纪科技发展、体现中国科

学院特色的高水平的研究生教学丛书。本丛书内容力求具有科学性、系统性和基础性,同时也兼顾前沿性,使阅读者不仅能获得相关学科的比较系统的科学基础知识,也能被引导进入当代科学研究的前沿。这套研究生教学丛书,不仅适合于在校研究生学习使用,也可以作为高校教师和专业研究人员工作和学习的参考书。

“桃李不言,下自成蹊。”我相信,通过中国科学院一批科学家的辛勤耕耘,《中国科学院研究生教学丛书》将成为我国研究生教育园地的一丛鲜花,也将似润物春雨,滋养莘莘学子的心田,把他们引向科学的殿堂,不仅为科学院,也为全国研究生教育的发展作出重要贡献。

A handwritten signature in black ink, reading '钱永训' (Qian Yongxun). The characters are written in a cursive, flowing style.

前 言

景观生态学作为 20 世纪 80 年代以来迅速崛起的新兴学科,在环境科学体系中和国际生态学中的学科地位不断加强,体现了近代生态学向宏观和横向发展的一大趋势。由于它强调研究对象的空间性和异质性,因此在研究内容和方法上有别于传统的生态系统生态学;但在理论上,它仍然继承了传统生态学的基本思想,如强调整体性和系统组分之间的相关性等。同时,它还融合了地学的有关概念,如尺度、等级分类系统等,从而成为地学与生态学之间的一个交叉学科。在研究方法上,景观生态学与现代地学信息手段紧密结合,又不失生态学强调过程与功能研究的特色。因此新成果不断涌现,特别是在土地利用、自然保护、城乡规划、生态管理等方面的应用取得显著成果,应用前景也越来越广阔。

我国学者自 20 世纪 80 年代后期以来,全面将景观生态学的理论和方法介绍到国内,各项研究蓬勃开展。据不完全统计,1990~2000 年间已发表论文 600 余篇,出版著作 14 本。作为中国景观生态学发展轨迹的标志有三次全国性的学术讨论会(沈阳 1989、北京 1996、昆明 1999)和两次国际性学术讨论会(沈阳 1998、兰州 2001)。1986~2001 年国家自然科学基金委员会地球科学部和生命科学部共资助景观生态学研究项目近 70 项,其中重点基金 2 项;这是中国景观生态学获得快速发展的重要推动力。

特别可喜的是,景观生态学的研究和教学队伍日益扩大,从初期只限于中国科学院的个别研究所和少数国家重点大学,发展到今天几乎遍及全国的综合性大学,师范大学和农、林院校的有关系、所,以及相关的国家科研单位和一部分地方科研单位。每年招收硕士和博士研究生数十人,至于开设“景观生态学”课程的学校和单位就更多,因而对于这方面教材的需求也日益迫切。自从我们在 1990 年翻译出版了 Forman 和 Godron 合著的《景观生态学》一书以来,各方面纷纷采用作为教材,但是因此书原著出版较早(1986)已不能反映现今国际景观生态学的发展,更重要的是本书所举的国外研究案例难以满足国内学生和研究者希望了解如何针对中国国情开展景观生态学研究的需求。对此,多年来,编写一部适合于国内教学使用的景观生态学教材一直是我们的心愿,但是由于种种原因而拖延至今。现在,在《中国科学院研究生教材丛书》专项基金、中国科学院寒区旱区环境与工程研究所和中国科学院沈阳应用生态研究所的资助下,本书终于得以完成和出版,使我们感到十分欣慰。

我们在本书的编写中力求做到系统性和实用性相结合,深入浅出地使读者对于景观生态学的基本理论有一个全面的了解,同时尽可能多地介绍一些国内研究的案例,以便读者的理解和应用。国际景观生态学研究中有着两大流派,即西欧和北美学派,对于他们的主要论点和研究成果,本书采取兼容并蓄的态度予以介绍,希望能对不同学科背景的读者都有使用价值。在国内老、中、青学者的共同努力之下,逐步总结和发展了对于景观生态学核心概念和理论框架的共识,即以格局—过程关系为中心的生态空间理论,以有序人类活动对于景观演化作用为中心的景观生态建设理论,以发挥景观多重价值为中心的景观规划理论,一个景观生态学研究的中国流派正在形成之中。

本书共分为 10 章。前 6 章为景观生态学的基本理论,重点介绍景观的结构、功能和演化,第 7 章为研究方法,后 3 章介绍景观生态学的应用。各章执笔人为:肖笃宁(第一、二章),李秀珍(第三、四章),李团胜、肖笃宁(第五章),肖笃宁、李团胜(第六章),常禹(第七章),高峻、肖笃宁(第八章),肖笃宁、高峻(第九章),高峻、肖笃宁(第十章)。全书由肖笃宁负责整编统稿和撰写前言。在本书编写过程中参与讨论和提供帮助的还有刘国光、胡远满、王宪礼、布仁仓和李月辉等,特别是王连平为全书的文字编辑付出了大量的艰辛劳动,特向他们表示由衷的感谢。

祝愿新一代的景观生态学人才茁壮成长,祝愿中国的景观生态学研究获得更大的发展。

编著者

2002 年 2 月于沈阳

目 录

《中国科学院研究生教学丛书》序

前言

第一章 景观生态学的一般概念	1
第一节 景观生态学的源流发展与学科特色	1
第二节 景观生态学的主要概念	5
第二章 景观生态学的理论框架	17
第一节 景观生态学的相关理论	17
第二节 景观生态学的基本原理	22
第三章 景观空间结构与景观异质性	31
第一节 景观空间单元	31
第二节 景观粒度与对比度	45
第三节 景观边界与生态交错带	47
第四节 网络	50
第五节 景观异质性及其测度	52
第四章 反映景观功能的生态流	60
第一节 流的产生机制和林带的影响	60
第二节 相邻景观要素间的无机流	64
第三节 动、植物在景观中的运动	66
第四节 流与景观结构	68
第五章 景观变化	72
第一节 景观变化与稳定性	72
第二节 景观变化的驱动力	77
第三节 景观变化的空间模式	79
第四节 景观变化时空动态模型	83
第六章 景观生态分类与评价	94
第一节 景观生态分类	94
第二节 景观生态系统的价值评估	101
第七章 景观数量化研究方法手段	114
第一节 野外调查与观测	114
第二节 遥感方法	119
第三节 地理信息系统方法	123
第四节 景观尺度分析	130
第五节 地统计学方法	136
第六节 3S技术在景观生态研究中的应用	139
第八章 景观生态规划	144

第一节	景观生态规划概述	144
第二节	国外景观生态规划	148
第三节	景观生态规划预案研究案例——辽河三角洲滨海湿地规划	152
第四节	农区景观生态规划	157
第五节	城市景观生态规划	159
第九章	景观生态学应用	165
第一节	自然保护	165
第二节	农区景观生态建设	170
第三节	城市景观生态建设	175
第四节	矿区生态恢复与重建	181
第五节	生态旅游与区域开发	185
第十章	景观与文化	191
第一节	景观的文化性及其研究	191
第二节	文化景观的基本特征	195
第三节	地域文化景观与生态系统维持	198
主要参考文献		204
附录		214
附录 1	景观生态学名词	214
附录 2	彩色图版	225

第一章 景观生态学的一般概念

第一节 景观生态学的源流发展与学科特色

景观生态学作为现代生态学体系中一个年轻而活跃的分支,它的产生和发展来自于人们对大尺度生态环境问题的日益重视,其理论和方法主要来自于现代生态学和地理科学的发展及其他相关学科领域如系统科学的知识积累。人们一般公认最先提出景观生态学(landscape ecology)一词的是德国生物地理学家特罗尔(Carl Troll),他于1939年在“*Luftbildplan and ökologische Boden for schung*”一文中,首次提出景观生态这个术语来表示支配一个地区不同地域单位的自然-生物综合体的相关分析。通过这种景观综合研究开拓了由地理学向生态学发展的道路。

经过半个多世纪的发展,景观生态学的研究内容日益丰富,逐步奠定了它在环境科学中一种新兴和交叉学科的地位。按照广义的理解,景观生态学是对景观中环境的关系的研究。但是景观又是什么呢?是一种相互作用的生态系统的异质镶嵌;地貌、植被、土地利用和人类居住地格局的特别结构;种群-群落-生态系统向上延伸的组织层次;综合了人类活动与土地区域的整体系统;具有由文化决定的美学价值的风景;或者是遥感图像中的像元排列?这要取决于观察者的感受,景观可以是上列表述中的任意一种或全部,甚至含义更多。因此可以说景观生态学是一类多样和多向的学科,它们既是综合的又是分割的(Wins and Moss 1998)。

一、什么是景观

景观(landscape)一词的使用最早见于希伯来语“圣经”旧约全书,在英语、德语、俄语中拼写相似,其原意都是表示自然风光、地面形态和风景画面。汉语中的“景观”一词涵义丰富,既反映了“风景、景色、景致”之意,又用“观”字表达了观察者的感受,这与近代西方流行的一种将景观视为被生物体所感知的环境的认识有异曲同工之妙。

景观作为科学名词被引入地理学,具有地表可见景象的综合与某个限定性区域的双重含义。19世纪初期,德国著名地理学家洪堡(A. V. Humboldt)最早提出景观作为地理学的中心问题,探索由原始自然景观变成人类文化景观的过程。以后由前苏联地理学家贝尔格(А. И. Берг)等发展成为景观地理学派,苏卡乔夫提出生物地理群落学说,波雷诺夫建立了景观地球化学,索恰瓦(В. О. Соचाва)提出的地理系统学说更是缩小了地理学与生态学的距离。

C. Troll将景观的概念引入生态学,是希望将地理学家采用的表示空间的“水平”分析方法和生态学家使用的表示功能的“垂直”分析方法结合起来。其后,景观作为在生态系统之上的一种尺度单元,景观对于生态学研究的作用被愈来愈多的研究者所认识和强调(Risser 1984, Forman and Godron 1986, Turner 1989, Farina 1993, Forman 1995)。生

生态学家中使用景观概念有两种方式:一种是直观的,认为景观是基于人类尺度上的一个具体区域,具有数公里的生态系统综合体,包括森林、田野、草原、村落等可视实体;另一种是抽象的,代表任意尺度上的空间异质性,即景观是一个对任何生态系统进行空间研究的生态学标尺(Pickett 1995)。

可以将所有的景观都视为镶嵌体,由相邻的、具体的斑块(patch)构成,而斑块是由生命和非生命的两种结构成分所组成;一种占支配地位、连续的斑块或土地覆盖类型充当基质,而其他斑块类型位于其中,比如森林斑块镶嵌在农田基质上。斑块内的结构特性与生态参数有很大的相关关系。景观不只限于陆地环境,空间格局同样也存在于湿地、淡水和海洋环境中。景观尺度包含了一系列完整的生态过程和社会经济过程,这些过程互相联系形成了多姿多彩的现实世界。

综上所述,在景观生态学中有以下几种最具代表性的景观定义:

Naveh: 景观是自然、生态和地理的综合体,包括所有的自然与人为格局和过程。

Haber: 景观是为生物或人类所综合感知的土地,而不考虑其单个成分。

Forman: 景观是由相互作用的生态系统空间镶嵌组成的异质区域。

综合诸家之所长及近年的发展,我们试给景观以如下的新定义:景观是一个由不同土地单元镶嵌组成,具有明显视觉特征的地理实体;它处于生态系统之上,大地理区域之下的中间尺度;兼具经济、生态和文化的多重价值(肖笃宁 1997)。这一定义清楚表述了景观具有空间异质性、地域性、可辨识性、可重复性和功能一致性等特征,又特别强调了景观的尺度性和多功能性。从人类尺度的角度来研究景观,即不仅是将景观作为生物的栖息地,更要将它作为人类的生存环境,这就架设起了从生物生态学到人类生态学的桥梁。

由于对景观定义的理解不同,对于景观分类也就有着不同的看法。以 A. P. 伊萨钦科为代表的前苏联景观地理学家,曾提出过一套复杂的景观分类命名体系,但并未得到应用。而加拿大的生态土地分类,将土地视为特殊的生态系统,综合反映景观的形成与发生,其分类等级简明,在加拿大和澳大利亚都得到了广泛的应用。在诸多的景观生态分类系统中,以 Z. Naveh 提出的总人类生态系统概念最为完整,涵盖了从生物圈到技术圈的内容。他将最小景观单元定名为生态小区(ecotype),集中了生物和技术生态系统。最大的全球景观叫生态圈(ecosphere),从视觉上和空间上贯穿地理圈、生物圈和技术圈。他所建立的景观分类系统分为开放景观(包括乡村自然、半自然景观,农业和半农业景观),建筑景观(包括乡村景观、城郊景观和城市工业景观)和文化景观,上述各类景观有着不同的能源、物资和信息输入,构成了不同性质和强度的景观驱动力。

Forman 按照景观塑造过程中的人类影响强度,划分了自然景观、经营景观(managed landscape)和人工景观(man-made landscape)。根据 H. T. Odum 关于能量密度的论述,这三类景观的能量密度的权系数可定为 1:3:10。自然景观可分为原始景观和轻度人为活动干扰的自然景观两类。前者包括极地、高山、荒漠、苔原、热带雨林等少数尚未受到人类活动干扰的地区,约占陆地总面积的 50%,大都是不适于人类居住和利用的。后者包括范围较广,如许多森林、湿地和草原。一些自然保护区中的核心区和缓冲区大致相当于这两类景观。自然景观的特点是它们的原始性和多样性,不论是由于地貌过程还是生态过程的景观特有性和生物多样性,都具有很大的科学价值,一旦破坏难以复原。因此对于自然景观应以保护其科学价值和生态平衡为中心,资源(包括旅游资源)的开发利用必须十分

谨慎,并以严格的生态保护措施为前提。

经营景观又可分为人工自然景观与人工经营景观,前者表现为景观的非稳定成分——植被的被改造,物种中的当地种被管理和收获,如采伐林地、刈草场、放牧场,有收割的芦苇塘等。后者则体现为景观中较稳定的成分——土壤被改造,最典型莫过于由各类农田、果园(和人工林地)组成的农耕景观。在耕作地块占优势的农耕景观中,镶嵌分布着村庄和自然或人工生态系统的斑块,景观构图的几何化与物种的单纯化是其显著特征。随着传统农业向现代农业的演进,原有分散和形状不规则的耕作斑块向着线形和规则多边形的方向演变,斑块的大小、密度和均匀性都会发生变化。郊区景观是一类特殊的人工经营景观,位于城市和乡村的过渡地段,具有很大的异质性。在这里大小不一的居民住宅和农田混杂分布,既有商业中心、工厂,又有农田、果园和自然风光。经营景观由于其经济价值和生态价值而成为我们最重要的研究对象,通常它具有如下特性和研究重点:①可再生资源的生产性:谋求比自然生态系统更高的生物生产力,设计能发挥最大功能的景观结构;②景观变化的持续性:人类活动影响下的定向演变,通过变化方向和速率的调控以实现可持续发展的目标;③人类生存环境的稳定性,注重协同人类系统与生物系统间的生物控制共生与自我调节。

人工景观或称人类文明景观是一种自然界原先不存在的景观,完全是人类活动所创造,如城市景观,工程景观(工厂矿山、水利工程、交通系统、军事工程等),旅游地风景园林景观等。大量的人工建筑物成为景观的基质而完全改变了原有的地面形态和自然景观;人类系统成为景观中主要的生态组合,通过景观的能流、物流强度大,不再构成封闭系统;同时整个复合系统的易变性和不稳定性也相应增大,人类所创造的特殊的信息流渗透到一切过程,许多原有的自然规律正在经受新的检验;人类活动对于景观有着广泛而深刻的影响。综上所述,人工景观的共同特征和研究重点是:①规则化的空间布局;②显著的经济性和很高的能量效率;③高度特化的功能和巨大的转化效率;④景观的文化特性和视觉多样性追求。

二、什么是景观生态学

关于景观生态学定义有一种最简单的表述是,研究景观的结构、功能和变化。景观结构指的是斑块间的空间关系,景观功能指的是空间要素间的相互作用,而景观变化则包括了结构和功能随时间的改变。

F. B. Golley(1995)曾指出,景观生态学发展了两个中心问题,一是连接自然地理和生物地球化学,描述和解释尺度为几公里的陆地表面格局;二是连接生物生态学,研究生物与环境(物理与生物环境)间的相互作用,景观生态学要研究的是景观格局怎样控制或影响过程。

J. Wiens(1998)所下的定义是,景观生态学是这样一门学科,它将景观格局及其随时间的变化与景观功能和过程相连接,并研究这种空间关系怎样作用于生态和环境系统的功能,及其怎样受人类活动的影响。同时,它还研究怎样运用景观的知识来预测景观价值(自然、文化和经济方面)的变化。

S. T. A. Pickett(1995)的定义是,景观生态学是一门研究空间格局对生态过程影响的

科学,它将空间异质性作为生态系统中的重要因素,并视空间动态与研究系统时间变化的生态学同等重要。许多生态现象对空间异质性及空间镶嵌体内的各种流很敏感,作为一种关注空间动态变化(含有机体能、物质流和能量流),关注异质性的景观内对各种流控制生态过程的新方法。

国际景观生态学会(IALE)1998年在修改的会章中指出,景观生态学是对于不同尺度上景观空间变化的研究,包括对景观异质性、生物、地理及社会原因的分析。无疑,它是一门连接自然科学和有关人类学科交叉学科(interdisciplinary)。景观生态学的核心主题包括:景观空间格局(从自然到城市),景观格局与生态过程的关系,人类活动对于格局、过程与变化的影响,尺度和干扰对景观的作用。

我们认为,一种比较简明的景观生态学定义是:景观生态学是研究景观空间结构与形态特征对生物活动与人类活动影响的科学。景观的空间结构包括类型与格局,而景观的形态则是指人类感知的视觉景观,二者共同组成了景观的基本特征——空间构型。景观生态学的研究内容包括地域景观格局及其影响和空间独立过程对景观的影响方式。在景观生态学的研究中,不仅要十分重视生态景观的形成和演变、格局与过程等基本问题,而且也不能忽略视觉景观是人类对于环境感知中的重要内容,是景观功能和价值的有机组成部分。富有生机、和谐、优美或者奇特的景观,是人类可以直接利用的资源。视觉景观的资源性,特别表现在对风景旅游地的认识和开发,以及对人类居住地的设计和改造。同样,具有良好构型的景观也是一种环境资源,有利于发挥最大的生态效益,通过对格局的调整来影响和改变过程。景观构型对于生物活动的影响或反映在植物分布的空间格局(spatial pattern),或反映在野生动物栖息地(habitat)的生境特征,有机体在异质性景观中表现出不同的迁移、扩散和传播特征。景观对于人类活动的影响当然不仅是反映在经济活动中,如不同的土地利用方式,而且也反映在文化活动中,如旅游和建筑。同时,人类活动也是景观变化的重要驱动力,如对于自然景观的改造形成了经营景观,全新构建形成了人工景观,在此过程中要注意不同的人类文化传统会影响到对于景观的利用和改造。

三、景观生态学的学科地位

由于景观生态学的多向性和综合性,不同学科背景的研究者对其学科定位有所不同,有的强调景观生态学是一种空间生态学;有的强调它是生物生态学与人类生态学之间的一座桥梁;有的强调景观的文化性和视觉景观研究。在景观生态学的发展中,有一些学科分别为它提供了不同的视角和营养,如 J. Wiens 就提到了理论生态学、恢复生态学、动物行为学、人类地理学、土地利用规划、资源管理、遥感、农业经济、环境道德和社会学等,但是来自于上述传统学科的多样性和联结人类与自然的不同展示,也对新学科的凝聚造成了妨碍。

大多数景观生态学家都承认,就景观生态学的本质而言可称为空间生态学,它以生态系统的空间关系为研究重点,关注尺度的重要性与时空异质性;对格局与过程空间联系的研究,可应用于不同的组织层次和分辨尺度。正是这种对空间关系和作用重要性的共同关注,在研究土地(包括水域)区域问题时,使来自于不同学科背景的研究者聚合到了景观生态学这面旗帜之下。

同样,大多数景观生态学家也承认,景观生态学跨越了生物生态学与人类生态学,但是还存在不同的观点。Farina(1998)就在其新著中介绍过三种观点,即人类观点、地植物观点和动物观点。我们是赞成人类观点的,景观生态学以人类对景观的感知作为景观评价的出发点,通过自然科学与人文科学的交叉,实现建立宜人景观与保护自然景观的目标。

景观生态学以人类活动对于景观的生态影响作为研究重点,注重景观管理、景观规划和设计的研究,因而它应该属于应用生态学体系;相对于保护生态学和恢复生态学而言,不妨称之为建设生态学。其学科地位和应用地理学中的建设地理学可以类比。地理学家大多认为,景观生态学也是景观科学的一个组成部分。如果说,德国和前苏联地理学家开创的景观地理学是景观科学的第一个高峰,那么 20 世纪 80 年代以后欧洲和北美景观生态学的兴起,为景观科学带来了新的理论突破,并在广泛应用中有一系列的技术发展,形成了景观学的第二个高峰。目前新一代的景观科学是以景观生态学为代表,在理论层面上包括原有的景观地理学和景观地球化学等,在应用层面上包括景观设计(landscape architecture),景观生态建设(建设地理学和建设生态学)等和众多的交叉分支学科。学科交叉融合极大地丰富和发展了景观科学,并形成了若干新的学科框架体系。如果说在理论层面上地理学和宏观生态学的交叉形成了景观生态学,那么在应用层面上建设地理学与生态工程学的交叉就形成了景观生态建设这一新的研究范畴(肖笃宁 1999)。

除了研究范围的扩大与原有研究内容的深化,景观科学的推陈出新,主要反映在下列两个方面:①突破了原先只是从类型或区域角度对自然综合体进行研究,发展到从过程与类型(或区域)两方面对自然-人文综合体进行有强烈应用色彩的研究。除开空间结构与地域分异以外,地理过程与生态过程也成为研究重心;②从单纯的地理过程研究发展到人地相互作用过程的研究。人地关系中地域关系的优化是区域可持续发展的基础,而以可持续空间格局的研究为热点;在景观和区域尺度上对人地关系的调整和构建可称之为景观生态建设。

至于景观规划建筑学作为一门在西方发达国家很受重视的工程应用性学科,它是景观科学与建筑学的交叉,也可以视为景观生态学在城市规划、风景园林设计和人居环境研究中的开拓和应用。

第二节 景观生态学的主要概念

一、尺 度

尺度(scale)是地理学研究中的一个基本概念,早已得到广泛的应用。但是尺度在生态学中引起重视则还是近年的事情,这要归功于景观生态学的迅速发展。尺度的存在根源于地球表层自然界的等级组织和复杂性,尺度本质上是自然界所固有的特征或规律,而为生物有机体所感知。因而尺度又可分为测量尺度和本征(intrinsic)尺度。前者是用来测量过程和格局,是人类的一种感知尺度,随感知能力的发展而不断发展。后者是自然现象固有而独立于人类控制之外。测量尺度相当于研究手段,属于方法论范畴,而本征尺度则是研究的对象。尺度研究的根本目的在于通过适宜的测量来揭示和把握本征尺度中的

规律性。

尺度通常是指研究客体或过程的空间维和时间维,也可以用于信息收集和处理的时空单位,常用分辨率与范围来表达,它标志着对所研究对象细节了解的水平。在生态学研究,空间尺度是指所研究生态系统的面积大小或最小信息单位的空间分辨率水平,而时间尺度是指其动态变化的时间间隔。其表示方法与制图学不同,空间分辨率的最小单位称为粒度(grain)或像素(pixel),每一像素(图像单元)视为同质,而像素之间视为异质。至于绘图比例尺是表示对空间距离的缩减程度,与尺度的概念正好相反。

尺度可分为绝对尺度与相对尺度,前者是指真实的距离、方向和外形,而后者是根据生物的功能联系用作两点间距离的相对描述。

尺度分析中除粒度外还有两个重要概念,一个是幅度(extent),表示研究区域的大小或需要考虑的时间长度;另一个是范围(scope),通常为幅度与粒度之比,其结果为无量纲化数据。按照同质性原理,同一方程的各项应该具有相同的范围。对于所提出的研究结果有时需要进行外推,即:根据已知值进行推测,将信息从一个尺度推绎到另一尺度,或从一个系统转到另一个系统。此时将系统在性质、属性或现象上产生变化的点称为临界阈值(critical threshold)。以不同时空尺度进行生态、环境研究时,其内容很不相同。尺度层次复杂性是地表自然界等级组织和复杂性的反映,自然界的发展演化是个系统性的复杂过程,因而在研究中也应构筑相应的尺度体系(图 1-1)。

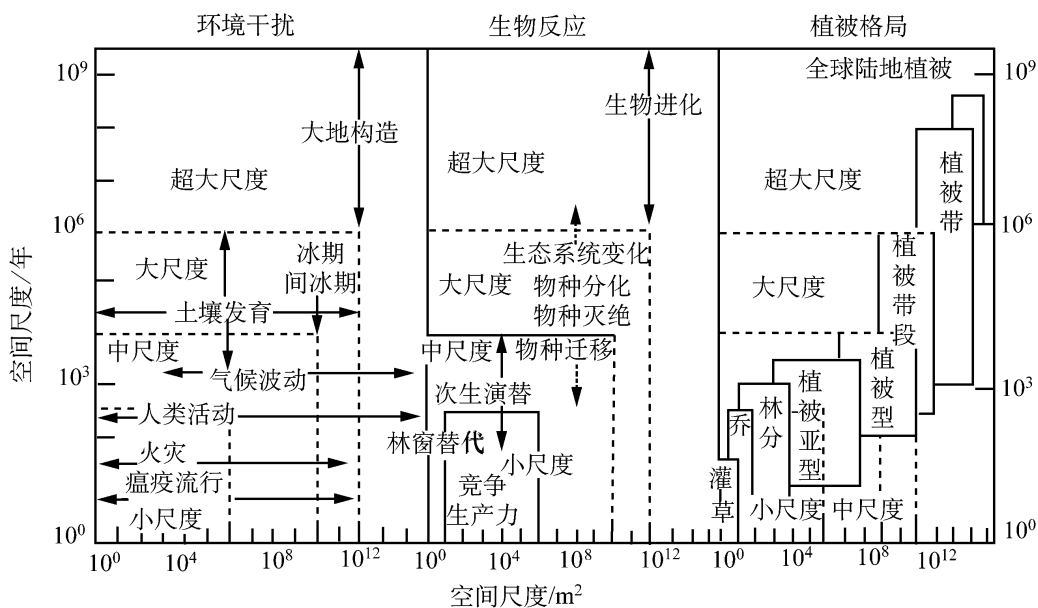


图 1-1 生态学研究的不同时空尺度(引自 Delcourt 1983)

从环境干扰、生物反应与植被格局三个层面上清楚地反映出了这一点。生态系统是有一定大小范围的功能单元,通常在研究陆地生态系统的生产力、生物地球化学上的元素循环和脆弱性等问题时,将生态系统作为一个小尺度(10~100m)的均质体来考虑。景观生态学的研究基本上是对应着中尺度的范围,从几平方公里到几百平方公里,从几年到几百年;而区域生态学的研究则往往进入大尺度的范畴。小尺度主要反映土壤、植物和小气候分异,中尺度主要反映地表结构的分异,而大尺度则反映大气候的差异。景观和区域生态学均属于宏观生态学研究范畴,在这方面又进一步细分为 4 个尺度域(Delcourt 1998):

(1) 微观尺度域(micro-scale dominion)。包括 1~500 年的时间范围和 $1\sim 10^6\text{ m}^2$ 的空间范围,在这一尺度范围内可以研究干扰过程(火烧、风倒和砍伐等)、地貌过程(土壤侵蚀、滑坡、河流输沙等)、生物过程(种群动态、植被演替等)和生境破碎化过程等。

(2) 中观尺度域(mesa-scale dominion)。包括 500~10 000 年的时间范围和 $10^6\sim 10^{10}\text{ m}^2$ 的空间范围,这一尺度域包含了最近间冰期以来次级支流流域上的事件。

(3) 宏观尺度域(macro-scale dominion)。包括 $10^4\sim 10^6$ 年的时间范围和 $10^{10}\sim 10^{12}\text{ m}^2$ 的空间范围,在这一尺度域内发生了冰期过程以及物种的特化和灭绝。

(4) 超级尺度域(mega-scale dominion)。包括 $10^6\sim 4.6\times 10^9$ 年的时间范围和大于 10^{12} m^2 的空间范围,与类似的地壳运动地质事件相适应。

尺度概念与系统组织水平既有联系也有区别,组织水平是等级系统中的层次,它是具体的,但时空维度常不确定,而尺度虽然内容抽象但其时空维度却是精确的。在研究中,某一组织水平也可以通过某一尺度来刻画。

二、空间异质性

异质性(heterogeneity)是景观生态学的一个重要概念。对于异质性的一般定义是:“由不相关或不相似的组分构成的”系统(Webster New Dictionary)。景观是由异质要素组成,异质性作为一种景观的结构特性,对景观的功能和过程有重要影响,它可以影响资源、物种或干扰在景观中的流动与传播。异质性同抗干扰能力、恢复能力、系统稳定性和生物多样性有密切联系,景观异质性程度高有利于物种共生,而不利于稀有内部种的生存。此外,景观异质性的存在也影响到研究者在设计抽样调查和数据分析方法时的选择。

异质性是系统(如景观)或系统属性(如土壤水分含量)的复杂性和变异性,在生物系统的各个层次上都存在。在景观层次上,异质性主要来源于自然干扰、人类活动和植被的内源演替,体现在景观的空间结构变化及其组分的时间变化上。由于时间异质性在生态学中研究得已很广泛(如植被演替),因而在景观生态学中对异质性的讨论将主要集中于空间异质性。

景观尺度上的空间异质性包括空间组成(生态系统的类型、种类、数量和面积比例)、空间结构(生态系统的空间分布、斑块大小、形状、景观对比度、连接度等)和空间相关(各生态系统的空间关联程度,整体或参数的关联程度,空间梯度和趋势度)三部分内容。景观格局是景观异质性的具体表现,可运用负熵和信息论方法进行测度。景观异质性可理解为景观要素的不确定性,其出现频率通常可用正态分布曲线来描述。景观总体结构的异质性也可以通过穿越该景观的一条或多条剖面线的景观异质性特征(组合形式的平均信息量)来描述。如对沈阳市东陵区景观的一项研究表明(赵羿 1994):近 30 年来景观异质性变化的信息量与变化均呈上升趋势。此外利用滑箱多尺度面状采样法,也可以对景观异质性进行刻画。

讨论异质性,不可避免要涉及其反义词同质性(homogeneity)。如果视异质性为在某一梯度上变化的连续性,则同质性是该连续性在给定考察尺度上的最低点(最小值)。

同质性在生态学中也是一个很重要的概念,在研究生态系统时常假定其为同质的,以简化抽象与分析。这虽有必要但实际上常不成立。当我们说某系统为同质时,仅指该系

统在给定观察尺度上,系统变异可忽略不计。景观生态学强调空间异质性的绝对性和空间同质性的相对性,即某一尺度的异质空间内部,比其小一尺度的空间单元(如斑块)可视为相对同质的。当我们扩大所研究的空间单元面积时,其内部的景观异质性增加,而各个空间单元所组成的景观异质性程度降低。因此,景观异质性程度与研究或抽样观察的空间单元面积大小有重要联系。

空间异质性在生态学研究中的意义可总结如下:①满足物种不同生态位的需要,有利于不同物种存在于空间的不同位置,从而允许物种共存;②影响群落的生产力和生物量;③导致群落内物种组成结构的小尺度差异;④控制群落物种动态和生物多样性的基本因子;⑤对生态稳定性有重要作用。简言之,空间异质性是指生态学过程和格局在空间分布上的不均匀性和复杂性,可理解为空间斑块性(patchiness)和梯度(gradient)的总和。斑块性主要强调斑块的种类组成特征及其空间分布与配置关系,比异质性的概念更为具体。而梯度是指沿某一方向景观特征有规律地逐渐变化的空间特性,如海拔梯度、海陆梯度和边缘-核心区梯度等。应当指出,异质性、斑块性和空间格局是一组相互联系、意义接近而又略有区别的常用概念,他们最主要的共同点都是强调非均质性和对尺度的依赖性(图 1-2)。

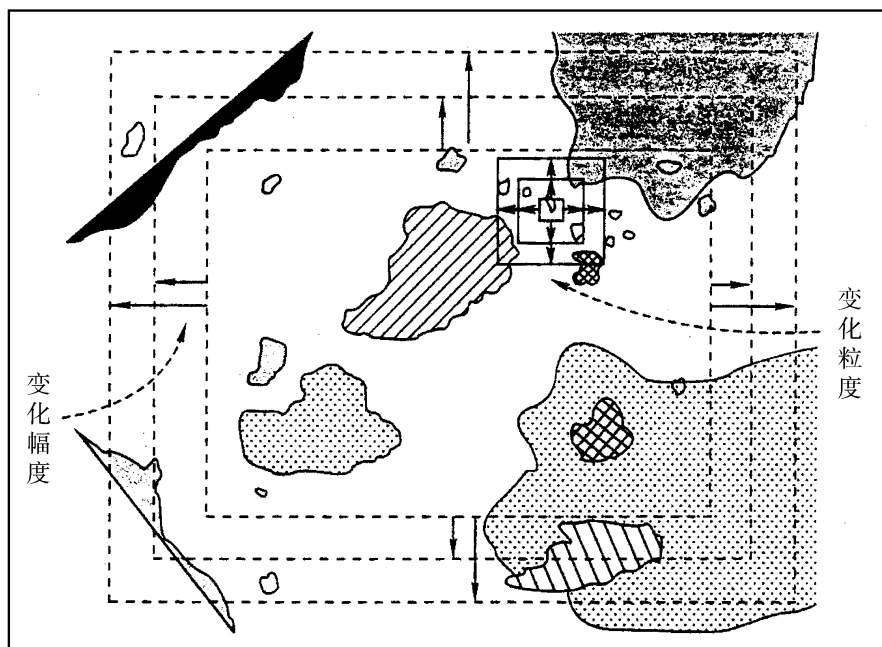


图 1-2 空间异质性和空间格局对尺度的依赖(郭建国 2000)

三、格局和过程

空间格局是生态系统或系统属性空间变异程度的具体表现,它包括空间异质性、空间相关性和空间规律性等内容。人们熟知的空间格局有均匀分布、聚集布局、线状布局、平行布局和共轭布局等。空间格局决定着资源地理环境的分布形成和组分,制约着各种生态过程,与干扰能力、恢复能力、系统稳定性和生物多样性有着密切的关系。

基本生态过程包括生物生产力、生物地球化学循环、生态控制及生态系统间的相互关系等方面。生态控制包括稳定性(阻抗和恢复)和干扰(多样性、再生演替趋势和生态系统的新陈代谢);生态系统间的相互关系包括过程输入和过程输出,前者有人类与动物活动

的季节性变化,偶然干扰和干扰循环以及敏感性;后者有迁移、竞争、群落密度、关键种构成、病虫害和多样性等。影响基本生态过程的空间格局参数如下:

(1) 斑块大小 影响单位面积的生物量、生产力、养分储存、物种多样性,以及内部种的移动和外来种的数量。大的自然植被斑块在景观中可以发挥多种生态功能,起着关键作用。

(2) 斑块形状 影响生物种的发育、扩展、收缩和迁移。与几种关键功能相适应,一个生态上理想的斑块形状通常是具有一个大的核心和某些曲线边界及狭窄的回廊,其方向角与周围的“流”有关。

(3) 斑块密度 影响通过景观的“流”的速率。

(4) 斑块的分布构型 影响干扰的传播和扩散。R. T. Forman 按结构特征划分出 4 种景观类型,即斑块散布的景观、网络状景观、指状景观和棋盘状景观。其关键空间特征在散布景观中为:基质的相对面积、斑块大小、斑块间距离、斑块分散度(聚集、规则或随机);在网络状景观中为:廊道密度、连接度、网络路径、网眼大小及结点的大小和分布;在指状景观中为:各组分的相对面积,“半岛形”组分的丰度和方向性,其长和宽;在棋盘状景观中为:景观的粒度(斑块平均面积或直径),网络的规则性或完整性及总边界长度。

四、景观多样性

多样性是生物学中使用很广的概念,现代生物多样性的研究包括多个层次和水平的多样性,从遗传、物种、生态系统直到景观的多样性(表 1-1)。由于人类活动所造成的景观破碎化和生境破坏是全球物种灭绝速率加快的重要原因,因而认识景观多样性的意义显得日益重要。

表 1-1 三个层次陆地生物多样性研究的指标与方法(据傅伯杰 1996)

指标、方法	景观多样性	生态系统多样性	物种多样性
组成	识别斑块(生境)类型的比例和分布丰度,复合斑块的景观类型,种群分布的群体结构(丰富度,特有种)	识别相对丰度、频度、富集度、均匀度、种群的多样性、特有种、外来种、受威胁种、濒危种的分布比率、优势度-多样性曲线、生活型比例、相似性系数, C_3-C_4 物种比	绝对和相对丰度、频度、重要性;优势度、生物量、种密度
结构	景观异质性、连接度、空间关联性、空隙度、对比度、景观粒度、构造、邻近度、斑块大小、概率分布、周长-面积比	基质和土壤变异、坡度与坡向、植被生物量与外观特征、叶面密度与分层、树冠空旷度和间隙度、物种丰度、密度和主要自然特征及要素分布	物种扩散(微观)、物种分布(宏观)、种群结构(性比、年龄结构)、生境变异、个体形态变化等
功能	干扰过程(范围、频度或反馈周期、强度、可预测性、严重性、季节性),养分循环速率,能流速率,斑块稳定性和变化周期,侵蚀和水文过程,土地利用方向	生物量、资源生产力、食草动物、寄生动物和捕获率、物种侵入和区域灭绝率、斑块动态变化(小尺度扰动)、养分循环速度、人类侵入速度和强度	种群动态变化(繁殖率、再生率、存活率、死亡率)群体运动过程、种群基因、种群波动、生理特征、生活史、物候学特征、内禀增长率、富集度、适应能力
调查及监测工具与方法	遥感资料、GIS 技术、时间序列分析法、空间统计法、数学参数模拟法	遥感资料、地面摄像观测、时间序列分析法、自然生境测定和资源调查、生境适宜指数(HIS、复合物种)、野外观察、普查和物种清查、捕获和其他样地调查法、数学参数模拟法	物种普查(野外观察、记录统计、捕获、做记号和无线电跟踪)、遥感方法、生境适宜性指数(HIS)、物种生境模拟、种群生存力分析

景观多样性通常是指景观单元结构和功能方面的多样性,反映景观的复杂程度。它与景观异质性既有密切的联系又有区别,景观异质性强调的是景观的变异程度,类似于景观类型的多样性;而景观多样性可包括斑块多样性、类型多样性和格局多样性,在研究中往往更重视它与其他层次生物多样性的关联。

斑块多样性是指景观中斑块的数量、大小、形状等方面特征的多样性和复杂性。斑块是相对均质的景观基本组分,作为生物物种的聚集地,也是景观中物质和能量迁移与交换的场所。斑块多样性首先要考虑景观中的斑块总数和单位面积上的斑块数目(斑块密度),即景观的完整性和破碎化。

斑块面积的大小影响物种的分布和生产水平及能量和养分的分布。一般而言,斑块中能量与矿质养分的总量与其面积成正比,物种多样性和生产水平也随斑块面积的增加而增加,大致的规律是面积增加 10 倍,物种增加两倍,即随生境面积增加所含的物种数量以 2 的幂函数增加。严格地说, α 为平均值,精确值通常在 1.4~3.0 之间。在陆地景观中,斑块中的物种多样性(S)与以下因子按顺序相关(Forman and Godron 1986):

$$S = F(\text{生境多样性} \pm \text{干扰} + \text{面积} + \text{景观异质性} - \text{隔离程度} - \text{边界不连续性})$$

斑块形状对生物的扩散和动物的觅食及物质和能量的迁移也有重要的影响,例如通过林地迁移的昆虫或脊椎动物,或飞越林地的鸟类,更容易发现垂直于他们迁移方向的狭长形采伐迹地,而往往遗漏掉圆形迹地或平行于迁移方向的狭长形迹地。此外,不同的斑块形状对径流过程和营养物质的截留也有不同的影响。

类型多样性是指景观类型中的丰富度和复杂性,常用多样性指数、丰富度、优势度等指标来测定。它与物种多样性的关系不是简单的正比关系,而往往呈现正态分布的规律。如单一的农田景观中增加适度的林地斑块,引入一些森林生境的物种,增加了物种的多样性;而森林破坏毁林开荒造成生境的破碎化,结构单一的人工生态系统大面积出现,有时虽然增加了景观类型的多样性,但却对物种多样性的保护不利。一般而言,景观类型多样性与物种多样性的关系可见图 1-3。

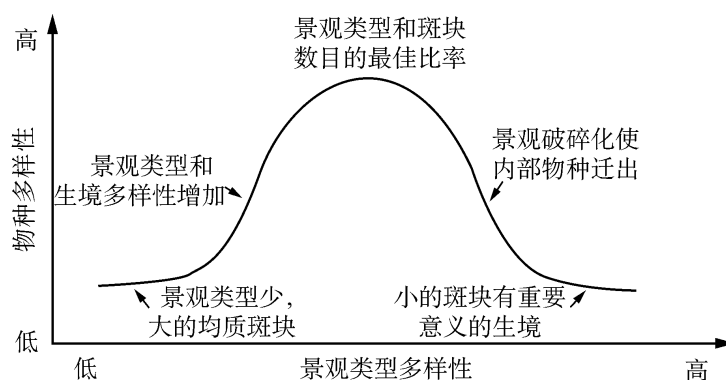


图 1-3 景观类型多样性与物种多样性的关系(傅伯杰 1996)

在景观类型少,大均质斑块,小边缘生境条件下,物种多样性低;随着类型(生境)多样性和边缘物种增加,物种多样性也增加。当景观类型、斑块数目与边缘生境达到最佳比率时,物种多样性最高。其后随着景观类型和斑块数目增多,景观破碎化,致使斑块内部物

种向外迁移,物种多样性也随之降低;最后,残留的小斑块有重要的生境意义,维持着低的物种多样性。

格局多样性是指景观类型空间分布的多样性及景观空间格局(如林地、草地、农田和裸地的不同配置)对径流、侵蚀和元素迁移的影响不同,例如,农田景观中的防护林或树篱既是防风屏障,也对地表径流构成障碍,可有效地控制水土和养分的流失。格局多样性对物质迁移、能量交换和生物运动有重要影响,在景观设计、规划和管理上对物种多样性的保护有重要作用。

景观破碎化对于物种灭绝具有重要影响,它缩小了某一类型生境的总面积和单个斑块作为动物栖息地的面积,影响到种群大小和灭绝速率;同时,在不连续的片断化生境中,残留面积的再分配也影响到物种散布和迁移速率。

五、景观连接度

景观连接度(landscape connectivity)最先是加拿大生态学家 Messiam(1984)提出,是测量景观生态过程和生态功能的一种指标。Phillip(1993)进一步解释为描述景观要素对生物体在不同生态斑块间迁移和觅食的有利或不利程度。简言之,景观连接度是对景观空间结构单元之间连通性的生物学度量,包括结构连接度与功能连接度两个方面。前者指景观单元在空间上表现出的连续程度,可通过卫片、航片或视觉器官来直接观察确定;后者则是以所研究的生态学对象或过程的特征尺度来确定,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。因此,景观连接度同样具有尺度性,密切地依赖于观察尺度和所研究对象的特征尺度。

测量景观连接度(S_i)的影响因子为景观结构、所研究的生态过程及研究的对象和目的,其指标赋值是相对的,通常为0~1之间。如陈利顶等在卧龙自然保护区大熊猫生境研究中建立了如下的评价模型:

$$S_i = \prod_{i=1}^n u_i$$

式中: $n=3$ (高程、坡度和食物来源), u_i 为不同景观因子对大熊猫影响程度的重要性赋值。

景观连接度测定景观组分在空间上的功能联系特征,不仅取决于景观单元的空间分布特征,斑块之间的距离,还与生物通过斑块间路径的行为特征密切相关。有的路径有利于生物的通行,而另一些路径却可能妨碍生物的运动。景观连接度要通过斑块之间物种迁移的难易程度和其他生态过程的顺利程度来反映,因而不能简单地将景观连接度等同于景观的连通性。以鸟类为例,由于鸟类可以飞越较长距离达到其他同类斑块,因而尽管不同的鸟类栖息地在景观中不存在廊道连通,但只要其距离限定在可飞越的距离之内,仍可认为这种景观具有较好的连接度。又比如有些连通较好的道路网景观,尽管在物质和能量的传输、交换上有积极作用,但从栖息地之间物种迁移的角度进行考察,此种景观的连接度差,因为道路廊道对于物种迁移起到的是阻挡作用。

景观连接度研究的重点地区是受人类严重干扰的破碎化景观,研究被分离的自然斑

块的廊道作用;而在自然景观地区则是研究不同景观要素对某种生态过程的连接度差异。

六、景观边界与边缘效应

边缘效应(edge effect)由 Leopold 于 1933 年提出,最初是指生态过渡带内物种数目与相邻群落之间的差异。而生态过渡带是相邻生态系统之间的过渡区,其特征受时空尺度和相邻生态系统作用强度的影响。Wiens(1985)将其发展为景观边界(landscape boundary)的概念,定义为相对均质的景观之间所存在的异质景观,这个过渡带成为可控制生物与非生物要素迁移的“半透膜”。

根据环境梯度的变化状况,景观边界可分为突变与渐变两种,使得边界两侧的生态系统具有明显或不明显的不连续性。许多景观边界属于生态环境脆弱带,如水陆交错带、干湿交替带、农牧交错带,森林边缘带、沙漠边缘带、城乡交错带、梯度联合带以及地表水/地下水过渡带等(牛文元 1989)。

景观斑块的边缘效应是指斑块边缘部分由于受到外围环境的影响而表现出与其中心部分不同的生态学特征。通常斑块中心部分在气象条件(光照、温度、湿度、风速)、物种组成和生物地球化学循环等方面,都可能与边缘部分不同,后者常具有较高的物种丰富度和初级生产力。有的物种需要较稳定的环境条件,多集中分布在斑块中心部分(核心区),故称为内部种(interior species);而另一些物种适应多变的或阳光充足的环境条件,主要分布在斑块的边缘部分,称为边缘种(edge species);也有许多物种的分布是介于二者之间。

生境斑块是否具有较稳定的内部环境,对于许多生境敏感种而言相当重要,如鸟类的种丰富度就与森林破碎化有密切联系。林缘对于森林植物和动物成分有很大影响,小片林地斑块中心的种子也是以林缘植物的种子为主,这将最终改变森林物种组成;内部耐荫植物将被来自林缘的不耐荫种类所代替,形状不规则的斑块不大可能维持森林内部的植物种群。有一种鸥鸟在林缘不易筑巢,而在林内筑巢较成功。小块林地中的鸟巢多集中于林缘;而热带森林斑块边缘则经历了大树死亡和先锋树种增加的过程。许多典型的物种被限制在边缘环境或内部环境之中,因此调查斑块的内部面积与边缘面积的比率对了解物种多样性有重要意义。在斑块总面积、核心区以及边缘区面积之间存在一定的数量关系。一般而言,当生境总面积增加或减少时,核心区的面积增长或缩小要快于边缘区。然而当斑块面积很小时,核心区与边缘区的环境差异不复存在,整个斑块很容易被边缘种或对生境不敏感的物种所占据。斑块愈小,越易受到外围环境或基质中各种干扰的影响,显然边缘效应是与斑块大小和景观基质特征、相邻斑块的吸引力密切相关的(图 1-4)。

不同生物种群对边缘宽度的反映不同,如引起植被变化的边缘效应,其宽度约为 10~30m,距离大小与林缘的走向有关。而引起动物种变化的边缘效应宽度要大得多,向林内伸展的距离可达 300~600m,这是因林缘的相关捕食动物增加所致。

由于边缘效应,生态系统光合作用效率及养分循环和收支平衡特征都会受到斑块大小及有关结构特征的影响。斑块边缘常常是风蚀或水土流失的引发或程度严重之处。边缘可对穿过他们的流起到促进、阻碍或保持中立的作用,反映出风和水的流动、物理性限制因子、生境的有效性、动物迁移活动以及竞争、捕食和被捕食等机制的改变。据美国一

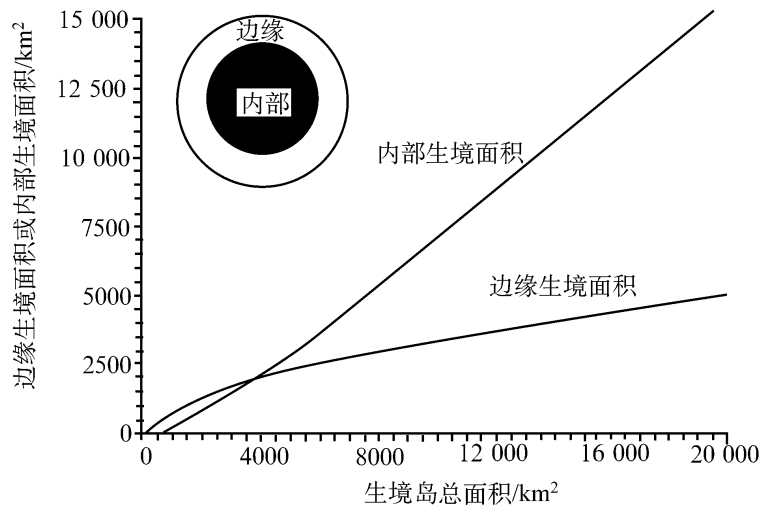


图 1-4 生境斑块面积、边缘和内部生境部分之间的关系
(根据 Wu and Vankat 1991)

个研究小组的研究,旱灾引发的树木死亡在距森林边缘 70m 的地带,损失比平均数高出 25%~30%,这意味着零散的森林更易受到干旱、火灾等干扰的侵袭。

七、干 扰

干扰(disturbance)是自然界中无时无处不在的一种现象,直接影响着生态系统的演变过程。许多植物群体和物种与干扰有密切联系,尤其在自然更新方面具有不可替代的作用。Pickett(1995)认为干扰是一个偶然发生的不可预见的事件,是在不同时、空尺度上发生的自然现象。干扰不同于灾难,不会产生巨大的破坏作用,但经常发生,使物种没有充足的时间进化。干扰也不同于胁迫(stress),后者源自于生理学,指不利环境条件对生物体新陈代谢或其他生理过程的直接影响。生态学上的胁迫则指生态系统在结构未受到直接损伤时功能被影响的情况。二者的区别表现在干扰直接改变生态系统结构,而胁迫则直接改变其功能。由于结构和功能的相互作用,两个概念之间的相互联系是显而易见的。

1. 干扰的类型

根据不同原则,干扰可以分为不同类型。①按干扰产生的来源可以分为自然干扰和人为干扰。自然干扰指无人活动介入的自然环境条件下发生的干扰,如火、风暴、火山爆发、地壳运动、洪水泛滥、病虫害等;人为干扰是在人类有目的的行为指导下,对自然进行的改造或生态建设,如烧荒种地、森林砍伐、放牧、农田施肥、修建大坝、道路、土地利用结构改变等。人类活动是一种生产活动,从人类角度出发一般不称为干扰,但对于自然生态系统来说,人类的所作所为均是一种干扰;②依据干扰的功能可以分为内部干扰和外部干扰。内部干扰是在相对静止的长时间内发生的小规模干扰,也可视为自然过程的一部分,外部干扰(如火灾、风暴、砍伐等)是短期内的大规模干扰,打破了自然生态系统的演替过程;③依据干扰的机制可以分为物理干扰、化学干扰和生物干扰。物理干扰,如森林

退化引起的局部气候变化;土地覆被减少引起的土壤侵蚀、土地沙漠化等;化学干扰,如土地污染、水体污染以及大气污染引起的酸雨等。生物干扰主要为病虫害爆发、外来种入侵等引起的生态平衡失调和破坏;④根据干扰传播特征,可分为局部干扰和跨边界干扰。前者指干扰仅在同一生态系统内部扩散,后者可以跨越生态系统边界扩散到其他类型的斑块。

几种常见的干扰类型介绍如下。

(1) 火干扰(fire) 火(草原火、森林火)可以促进或保持较高的第一生产力,因为它消除了地表积聚的枯枝落叶层,改变了区域小气候、土壤结构与养分。同时火干扰在一定程度上可以影响物种的结构和多样性,主要取决于不同物种对火干扰的敏感程度。

(2) 放牧(grazing) 直接改变草地的形态特征、草地生产力和草种结构。这对于那些放牧历史较短的草原来说格外明显,因为原来的草种组成尚未适应放牧;而对于已有较长放牧历史的草原,不再成为干扰。适度的放牧可以使草场保持较高的物种多样性,促进草地景观物质和养分的良性循环,因此放牧也可以作为一种管理草场、提高物种多样性和草场生产力的有效手段。

(3) 土壤物理干扰(soil physical disturbance) 土地的翻耕、平整为物种的生长提供了有利条件,改变了土壤的结构和养分状况,导致地表粗糙度增加,为外来物种提供一个安全的场所。土地翻耕有利于外来物种的入侵,可以增加物种的丰富度。

(4) 土壤施肥(nutrient input) 这种干扰与放牧、火烧、割草相反,可以增加土壤中的养分,并在一定程度上导致淡水水体的富营养化,促进某些物种的快速生长,而导致其他物种的灭绝,往往造成物种丰富度的急剧减少。对于养分比较贫缺的地区土壤施肥影响尤为突出。

(5) 践踏(trampling) 践踏对于大多数物种来说具有负面的影响,它产生空地,为外来物种的侵入提供有利场所,同时阻碍原来优势种的生长。践踏的季节和时机对物种结构的恢复和生长的影响具有显著差别。

(6) 外来物种入侵(biological invasion) 人类活动或其他自然过程有目的或无意识地将一种物种带到一个新的地方,对本地种构成干扰,如大米草、水浮莲和紫茎泽兰等植物,自 20 世纪 80 年代陆续传入我国后现已蔓延扩散形成危害。

2. 干扰的性质

(1) 干扰具有多重性和相对性 干扰对生态系统的影响是多方面的。自然界中发生的同样事件,在某种条件下可能对生态系统形成干扰,在另外一种环境条件下可能是生态系统的正常波动。是否对生态系统形成干扰不仅仅取决于干扰本身,同时还取决于干扰发生的客体。对干扰事件反应不敏感的自然体,或抗干扰能力较强的生态系统,往往在干扰发生时,不会受到较大影响,这种干扰行为只能成为系统演变的自然过程。

(2) 干扰具有明显的尺度性 干扰的规模、频率、强度和季节性与时空尺度密切相关。通常,规模较小、强度较低的干扰发生频率较高,而规模较大、强度较高的干扰发生的周期较长。前者对生态系统的影响较小,而后者所产生的生态环境影响较大。如病虫害的发生,可能会影响到物种结构的变异,导致某些物种的消失或泛滥,对于种群来说,是一种严重的干扰行为,但由于对整个群落的生态特征没有产生影响,从生态系统的尺度,病

虫害则不是干扰而是一种正常的生态行为。同理,对于生态系统成为干扰的事件,在景观尺度上可能是一种正常的扰动。

干扰往往与生态系统的正常扰动(perturbation)相混淆。其实,干扰与扰动在空间尺度和对生态系统的影响程度上均有较大差异。扰动一般是指系统在正常范围内的波动,这种波动只会暂时改变景观的面貌,但不会从根本上改变景观的性质。干扰是指系统中发生的一些不可预知的突发事件,它对生态系统的影响可能是大范围的或局部的,但这种影响均超出了系统正常波动的范围,干扰过后,自身无法恢复到原有的景观面貌,系统的性质将或多或少地发生变化。扰动往往具有一定的规律可循,具有可预测性;而干扰是不可预测的。

(3) 干扰又可以看做是对生态演替过程的再调节 在干扰的作用下,生态系统的演替过程发生加速或倒退。最常见的例子如森林火灾,若没有火灾的发生,各种森林从发育、生长、成熟一直到老化,经历不同的阶段,这个过程要经过几年或几十年的发展,一旦森林火灾发生,大片林地被毁灭,火灾过后,森林发育不得不从头开始,可以说火灾使森林的演替发生了倒退。但又可以说火灾促进了森林系统的演替,使一些本该淘汰的树种加速退化,促进新的树种发育。

(4) 干扰经常是不协调的 在一个较大的景观中常常形成一个不协调的异质斑块,新形成的斑块往往具有一定的大小、形状。干扰扩散的结果可能导致景观内部异质性提高,未能与原有景观格局形成一个协调的整体。这个过程会影响到干扰景观中各种资源的可获取性和资源结构的重组,其结果是复杂的、多方面的。

3. 干扰的生态学意义

(1) 干扰与景观异质性 景观异质性与干扰具有密切关系。从一定意义上,景观异质性可以说是不同时空尺度上频繁发生干扰的结果。每一次干扰都会使原来的景观单元发生某种程度的变化,在复杂多样、规模不一的干扰作用下,异质性的景观逐渐形成。Forman 和 Godron 认为:干扰增强,景观异质性将增加,但在极强干扰下,将会导致更高或更低的景观异质性。一般认为,低强度的干扰可以增加景观的异质性,而中高强度的干扰则会降低景观的异质性。例如,山区的小规模森林火灾,可以形成一些新的小斑块,增加了山地景观的异质性,若森林火灾较大时,可能烧掉山区的森林、灌丛和草地,将大片山地变为均质的荒凉景观。干扰对景观的影响不仅仅决定于干扰的性质,在较大程度上还与景观性质有关,对干扰敏感的景观结构,在干扰时受到的影响较大;而对干扰不敏感的景观结构,可能受到的影响较小。干扰可能导致景观异质性的增加或降低,反过来,景观异质性的变化同样会增强或减弱干扰在空间上的扩散与传播。景观的异质性是否会促进或延缓干扰在空间的扩散,将决定于下列因素:①干扰的类型和尺度;②景观中各种斑块的空间分布格局;③各种景观元素的性质和对干扰的传播能力;④相邻斑块的相似程度。如森林火灾时,林地中微小的溪沟对火在空间上的扩散起到显著的阻滞作用。

(2) 干扰与景观破碎化 干扰对景观破碎化的影响比较复杂。主要有两种情况:其一是一些规模较小的干扰可以导致景观破碎化,像上述所举的山区森林火灾,强度较小时将在基质中形成小的斑块,导致景观结构的破碎化。当火灾足够强大时,将导致景观的均质化而不是景观的进一步破碎化。这是因为在较大干扰条件下,景观中现存的各种异质

性斑块将会遭到毁灭,整个区域形成一片荒芜,火灾过后的景观会成为一个较大的均匀基质。但这种干扰同时也破坏了原来所有景观系统的特征和生态功能,往往是人们所不期望发生的。干扰所形成的景观破碎化将直接影响到物种生存和生物多样性保护。景观对干扰的反应存在一个阈值,只有在干扰规模和强度高于这个阈值时,景观格局才会发生质的变化,而在较小干扰作用下,干扰不会对景观稳定性产生影响。

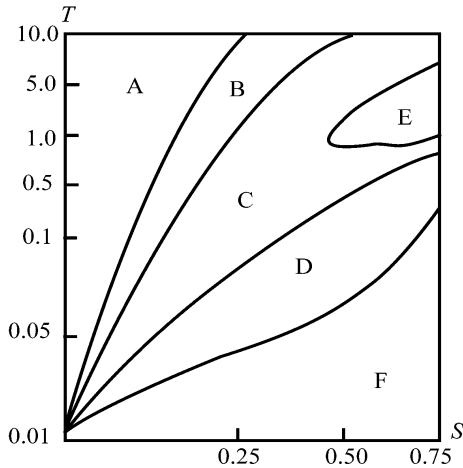


图 1-5 干扰的时空参数所构筑的景观模型 (Turner 1993)

A 平衡态景观(稳固景观);B,D 稳定,低方差 SD 5~10;C 稳定,高方差,SD10~20;E 稳定,高方差,SD>20;F 潜在不稳定系统,SD<5

(3) 干扰与物种多样性 干扰对物种的影响有利有弊,在研究干扰对物种多样性影响时,除了考虑干扰本身的性质外,还必须研究不同物种对各种干扰的反应,即物种对干扰的敏感性。同样干扰条件下,反应敏感的物种在较小的干扰时,即会发生明显变化,而反应不敏感的物种可能受到较小影响;只有在较强的干扰下,反应不敏感的生物群落才会受到影响。许多研究表明:适度干扰下生态系统具有较高的物种多样性,在较低和较高频率的干扰作用下,物种多样性均趋于下降。这是因为在适度干扰作用下,生境受到不断的干扰,一些新的物种或外来物种,尚未完成发育就又受到干扰,群落中新的优势种始终不能形成,从而保持了较高的物种多样性。在频率较低的干扰条件下,由于生态系统的长期稳定发展,某些优势种会逐渐形成,

而导致一些劣势种逐渐淘汰,从而造成物种多样性下降。

干扰的特征因子有 4 个:①干扰频率,或称干扰演替之间的时间间隔;②恢复速率,或称为从受干扰状况中恢复所需的时间长短;③干扰事件影响的空间范围;④景观范围大小。由此可得出两个基本参数(图 1-5),即时间参数 T 和空间参数 S :

$$T = ①/②; S = ③/④$$

根据这两个基本参数可构筑一个模拟模型(Turner 1993),并计算出成熟植被的标准差(SD值)。在以 T 为纵轴和 S 为横轴的对数坐标图上,划分出 6 种类型,其中 A, B 和 D 类属于轻度干扰,景观可迅速恢复;C 与 E 类属于中度干扰;F 为强度干扰,系统处于不稳定状态,恢复缓慢。

第二章 景观生态学的理论框架

第一节 景观生态学的相关理论

在景观生态学的发展过程中,围绕着生态学中空间关系和空间效应的核心领域,等级理论、空间种群理论、渗流理论和源-汇系统理论等新理论,为定量化格局、随机估算的检验,以及解决复杂性和尺度问题曾经从许多相关学科的理论中汲取过营养,提供了有效的方法。本节对上述景观生态学中经常提到的重要理论作一简要介绍。

一、等级理论

等级(系统)理论(hierarchy theory)是 20 世纪 60 年代以来逐渐发展形成的,是关于复杂系统结构、功能和动态的理论。一般而言,等级是一个由若干单元组成的有序系统,而复杂性常常具有等级形式,一个复杂的系统由相互关联的亚系统组成,亚系统又由各自的亚系统组成,往下类推直到最低层次。因此可以说,等级系统中的每一层次都是由不同的亚系统或整体元(holon)所组成,每一级组成单元相对于低层次表现出整体特性,而对高层次则表现出从属性或受制约性。根据等级理论,复杂系统可以看做是由具有离散性(discrete)等级层次组成的等级系统。强调等级系统的这种离散性反映了自然界中各种生物与非生物过程往往有其特定的时空尺度,从而可以对复杂系统的描述和研究进行简化(图 2-1)(邬建国 2001)。

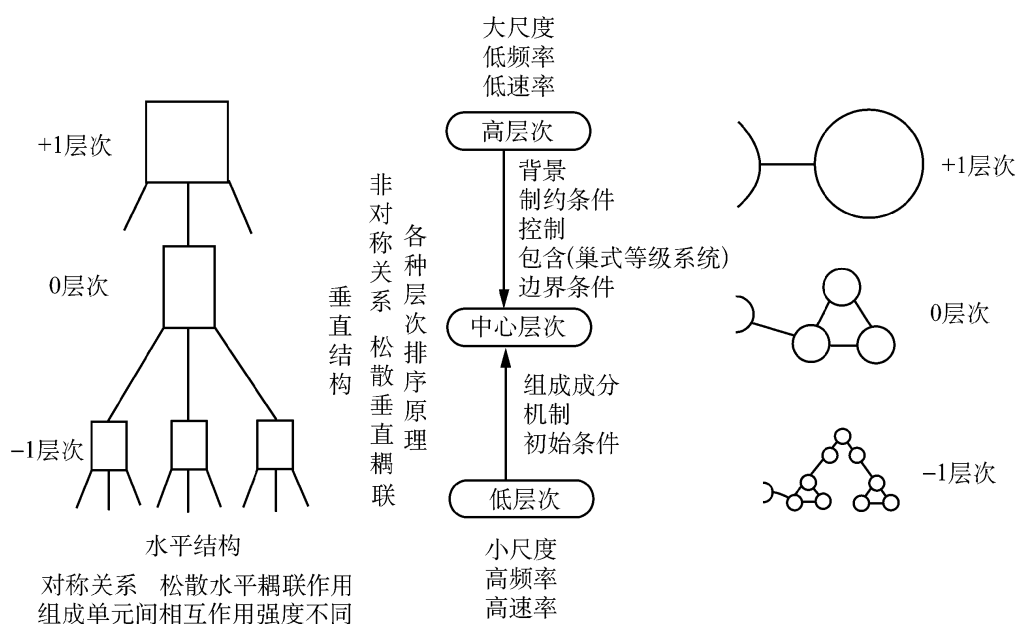


图 2-1 等级理论的主要概念(邬建国 1999)

核心层次(0 层次)是根据研究对象而确定的中心尺度,它是上一层次(+1 层次)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(-1 层次)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

等级理论将生态过程纳入不同的离散空间作用尺度,同时各尺度的时间动态又强化了景观的离散空间尺度性。通常,高等级层次上的生态过程(如全球植被变化)往往是大尺度、低频率、慢速度,而低等级层次的过程(如局地植物群落中物种组成的变化)则表现为小尺度、高频率和快速度。不同等级层次之间具有相互作用,高层次对低层次的制约作用在模型中往往可表达为常数;而低层次提供机制和功能,其信息常以平均值的形式来表达。

等级系统具有垂直和水平两种结构,前者指等级系统层次数目、特征及其相互作用关系,后者指同一层次上亚系统的数目、特征和相互作用关系。这两种结构都具有相对离散性或可分解性,垂直结构的可分解性是因为不同层次具有不同的过程速率(如行为频率、缓冲时间、循环时间或反映时间),而水平结构的可分解性则来自于同一层次上整体单元内部及相互间作用强度的差异。在层次和整体单元的边界叫界面,这里是系统组成成分相互作用强度差异最大的地方。由于界面对通过它的能流、物流和信息流具有过滤作用,因而也可理解成过滤器。因此,等级系统的垂直和水平结构均具有界面,但这些界面并不一定都是有形的。两个相邻层次间的关系是非对称性的,而同层次的亚系统的关系则是对称性的。

等级结构的特征可以用松散耦联(loose coupling)来解释,松散意味着可分解而耦联却意味着抵制分解,复杂系统中这种辩证统一的关系正是其可分解性的基础,也是应用等级理论的前提和关键环节。用来“分解”复杂系统的标准包括过程的速率、边界和其他结构特征(如植被空间分布、动物体重空间分布)。

景观空间等级理论用来解释生态现象很有前景,如昆虫可使用不同的等级尺度准则来选择对其有意义的生境斑块、单株树木或树木上的叶片。虽然空间等级理论的应用目前还受到统计方法的限制,但它在促进研究生态复杂性及发展尺度推绎原则上的作用是充分肯定的。近年来,复杂性科学的发展更加注重系统的自组织和适应特征,源于一般系统论和非平衡态热力学的等级理论也在向此方向发展。

二、空间种群理论

1. 岛屿生物地理学理论

20世纪下半叶以来,许多生态学家一直在考虑空间异质性对种群稳定性的影响。1947年英国生态学家 Watt 就指出群落的斑块结构对生态过程有重要影响。MacArthur 和 Wilson(1967)研究了海洋岛屿的生物多样性,系统发展了岛屿生物地理学平衡理论。他们认为,岛屿上物种丰度取决于两个过程,即物种迁入(immigration)和灭绝(extinction)。因为岛屿是一种面积有限的孤立生境,其生态位有限,已定居的生物种越多,留给外来种迁入的空间就越小,而已定居种随外来种的侵入其灭绝概率增大。对于某一岛屿而言,迁入率和灭绝率将随岛屿中物种丰富度的增加而分别呈下降或上升趋势;当二者相等时,岛屿物种丰富度达到动态平衡状态,虽然种的组成可不断更新,但丰富度数值保持不变。就不同的岛屿而言,种迁入率是资源群落(种迁入源)之间距离的函数,而灭绝率是岛屿面积大小的函数。这种离大陆越远的岛屿物种迁入率越小,被称为距离效应。岛屿的面积越小其灭绝率越大被称为面积效应。因此,面积较大而距离较近的岛屿比面积较小距离较远的

岛屿的平衡物种数目要大。

岛屿生物地理学理论,促进了人们对生物物种多样性地理分布与动态格局的认识和理解,从而对生态学理论做出了重要的贡献。由于景观斑块与海洋岛屿之间存在某种空间格局的相似性,因而岛屿生物地理学理论大大启发了景观生态学家对生态空间的研究,如 Forman 和 Godron(1986)联系景观斑块的物种多样性与斑块的空间结构特征等因素建立了一个普适性的函数表达式。虽然近年来对于该理论的平衡假设有不少批评,在实验数据的验证上也存在争议。较多的意见认为,单凭种-面积关系不足以保证其在任何岛状生境研究中应用的合理性,但它在自然保护规划和研究异质环境中的种群动态等定性方面的合理应用仍然有明显的积极意义。

2. 聚合种群理论

传统的种群理论是以“均质种群”为对象,但实际上绝大多数种群是生存在充满斑块的破碎化景观中。因此,美国生态学家 Levins 在 1970 年提出“聚合种群”(metapopulation)一词,表示“由经常局部性绝灭,但有重新定居而再生的种群所组成的种群”。即聚合种群是指由空间上彼此隔离,功能上互相联系的两个或两个以上的亚种群或局地种群斑块系统。亚种群之间的功能联系主要指生境斑块间的生物个体或繁殖体(如植物种子)的交流,亚种群出现在生境斑块中,而聚合种群的生境则对应于景观斑块镶嵌体,“聚合”一词正是强调这种空间聚合体特征,因而聚合种群动态往往涉及斑块与景观两个空间尺度,并需要满足两个条件:①频繁的亚种群水平的局部性灭绝;②亚种群间的迁移和再定居过程。Harrison(1991)根据近年来野外研究的结果指出,严格符合上述两条标准的聚合种群在自然界并不常见,从而提出广义的聚合种群概念,即所有占据空间上非连续生境斑块的种群集合体,只要斑块之间存在个体(对动物而言)或繁殖体(对植物而言),不管是否存在局部的种群定居-绝灭动态,都可称为聚合种群。

基于上述广义概念,按照种群的空间结构类型的不同,聚合种群又可分为经典型、大陆-岛屿型、斑块型、非平衡态型与混合型 5 类(Harrison and Taylor 1997)。就生境斑块之间种群交流强度而言,非平衡态型最弱,斑块型最强;从生境斑块大小分布差异或亚种群稳定性差异而言,大陆-岛屿型显著高于其他类型。既然不同结构的聚合种群具有不同的动态特征,在应用聚合种群概念和理论时,应对其结构类型加以区别。

聚合种群产生于破碎化的景观中,并不是说这样的景观结构对于物种的长期存续已经足够,而只是降低物种灭绝速率的一个补救办法。

需要指出的是,因为异质性的普遍存在,绝大多数种群都可看做是某一种斑块性种群,但不一定要把它们都作为聚合种群来对待。许多异质种群,比如生境梯度中分布的种群以及其他连续性生境中非均匀分布的种群,并非聚合种群。后者强调的是适应生境斑块被插进的不适宜生境所分隔,从而造成的不连续空间分布对种群繁殖和扩散的影响。当景观中生境只占总面积的一小部分时,可称为低盖度景观,此时斑块面积和隔离程度对种群过程影响显著,聚合种群理论是适用的。而当生境斑块覆盖景观的大部分面积时(高盖度景观),生物个体行为和其他景观特征(基质、廊道和空间格局)就显得更为重要。现有的聚合种群模型普遍忽略了现实景观中的这一复杂性,只将景观简化为生境与非生境的组合,而未考虑景观结构的其他特征,使其应用受到局限。尽管如此,目前在景观生态

学的研究中应用聚合种群理论预测群落密度在空间和时间上的变化及其动态平衡,描述由于绝灭和重新定居速率所占据的生境分维等已取得良好效果。

上述两个理论既有联系又有区别。其共同的基本过程是生物个体迁入并建立新的局部种群,以及局部种群的灭绝过程,但岛屿生物地理学更注重格局研究,它是从群落水平上研究物种的变化规律,对物种多样性的保护更有意义。而聚合种群理论强调过程研究,是从种群水平上研究物种的消亡规律,侧重遗传多样性,因而对濒危物种的保护更有意义。

三、渗透理论

渗透理论(percolation theory)本来是物理学中研究流体在聚合材料介质中运动的理论。它认为当介质密度达到某一临界密度(critical density)时,渗透物突然能够从介质的一端到达另一端。这种因为影响因子或环境条件到达某一阈值(threshold)而发生的从一种状态过渡到另一种截然不同状态的过程被称为临界阈现象,它在自然界广泛存在,显示出由量变到质变的特征。生态学的限制因子定律和最小存活种群,流行病的传播与感染率,景观连接度对于种群动态、水土流失和干扰蔓延等的影响,都属于广义的临界阈现象。例如:林火蔓延与森林中可燃物累积量及空间连续性之间的关系,生物多样性衰减与生境破碎化程度之间的关系,害虫种群在景观斑块中的空间扩散与外来种入侵等过程都不同程度的表现出临界阈特征,因而也都可以应用渗透理论来进行研究(图 2-2)。

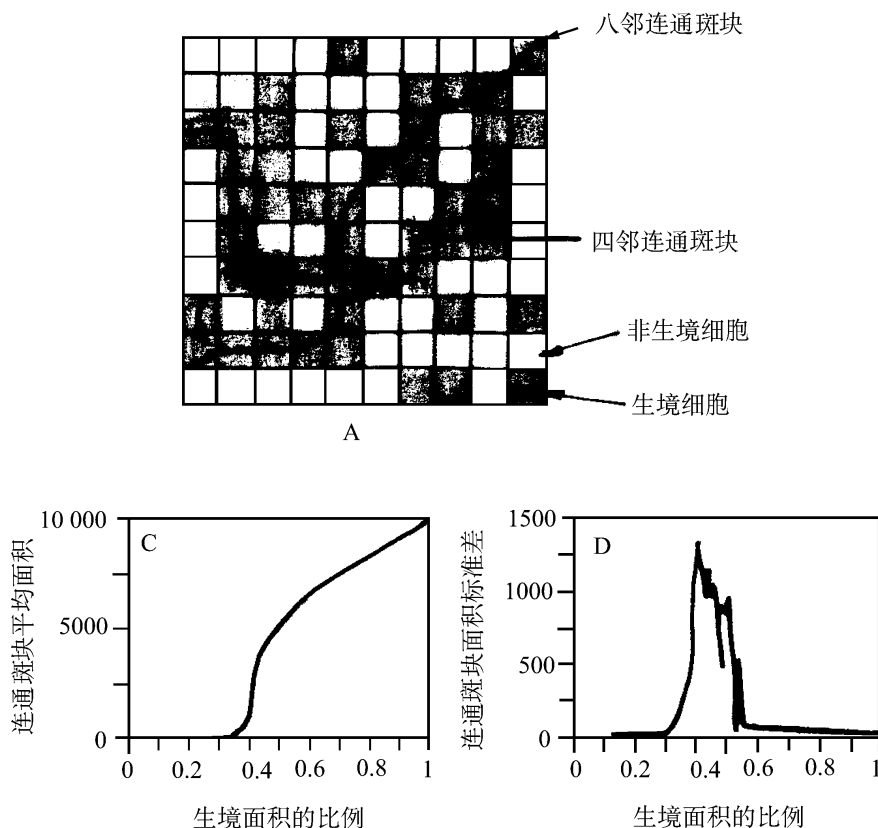


图 2-2 渗透理论的基本概念(根据 Green 1994)

A 表示一个 10×10 的随机栅格景观,其中灰色栅格代表生境,白色栅格代表非生境;

C 和 D 分别表示连通斑块的平均面积及标准差随生境面积增加的变化趋势

如果将景观看成是一类二维栅格,一些生境单元散布其中,呈随机分布,所考虑的生物个体只能在同一生境斑块中运动,而生境单元是否相邻采用四邻规则来判定。根据渗透理论,在上述前提下景观中的生境斑块 $<60\%$ 总面积时,以离散性为主要特征;生境斑块所占面积比例增至 60% 时,景观中会出现呈横贯通道形式的特大生境斑块,这种连通斑块的形成标志着景观从高度离散状态突然转变为高度连续状态,从而为生物个体的运动和种群动态创造了一个全新的环境。

在渗透理论中,允许连通斑块出现的最小生境面积百分比称为渗透阈值(percolation threshold)或临界概率,其理论值为 0.5928 。然而,如果所研究的二维栅格景观面积不够大,或栅格单元的几何形状不同(如呈三角形或六边形),生境斑块在景观中呈聚集分布等情况均会影响到渗透阈值(PC)的大小。由于实际景观中生境斑块多呈聚集型分布,如存在有利于物种迁移的廊道,或者由于生物个体的迁移能力很强,可以跳跃过一个或几个非生境单元,其PC值或临界景观连接度通常要比经典的随机渗透模型所得出的理论值为低。Wiens(1997)认为,生物种群在景观中的“渗透”不但依赖于景观结构,还取决于物种的行为生态学特征。当景观结构变化时,生境面积的减少对于生物个体和种群迁移有生境损失效应与生境隔离效应两种影响,其中后者表现出明显的临界阈现象。

由于景观连接度与通过景观的生态流(物质、能量、生物)有密切的联系,因而渗透理论应用于生态过程对空间格局的假设检验很有前景,它可以对景观中的生态过程进行理论估测,而这种随机估测与野外观测数据之间的统计差异反映了空间格局的特征。目前,渗透理论广泛应用于研究景观的生态流所表现出的临界阈限特征,以及景观连接度与生态过程的关系,并逐渐作为一种“景观中性模型”(neutral model)而著称。所谓中性模型是指不包含任何具体的生态学过程或机理,只产生统计学期望值的单纯数学模型。渗透理论基于简单随机过程,并有显著的和可预测的阈值特征,因而是理想的景观中性模型。

四、源-汇系统理论

在地球表层系统普遍存在的物质迁移运动中,有的系统单元是作为物质迁出源(source),而另一些系统组成单元则是作为接纳迁移物质的聚集场所,被称为汇(sink)。源和汇共同组成了一个物质迁移系统,这在地理学和环境学的研究中是早已普遍应用的理论。比如,对流域水文状况,地貌过程中的侵蚀-沉积,土壤-植物系统的生物地球化学循环,养分元素和污染物质在土壤圈、水圈和生物圈中的运移等等。目前正蓬勃开展的全球化研究,人们感兴趣的一个问题就是 CO_2 和 CH_4 等温室气体产生和聚集的源-汇平衡,还有很大一个数量的 CO_2 没有找到准确的“汇”,如森林是否是 CO_2 失落的“汇”?

在生态学研究,通常将出生率高于死亡率并且迁入率低于迁出率的种群称为源,反之当种群的出生与死亡之间为负平衡,幼体的出生无法补偿成体的死亡,这样的种群称为汇种群。在景观异质性和生境镶嵌概念的基础上,源-汇模型作为一种种群统计模型被提出,它将包含源种群的生境视为源斑块,而将汇种群所占据的生境作为汇斑块。确定生境斑块的源-汇特征对研究种群动态至关重要,它以长期观察得出的判断为基础,避免受随机事件的影响,从而对生境质量能做出较客观的评价。除了考虑生境在生物学方面的适应性以外,还要从生境斑块的大小、形状和边际特征等方面分析其源-汇属性,斑块面积大