

# 生态学系统的空间异质性

陈玉福, 董 鸣\*

(中国科学院植物研究所, 北京 100093)

**摘要:**空间异质性是生态学系统的一个普遍特性,生态学家对它在生态学中的重要性已取得了比以往更深刻的认识。试图从空间异质性的含义,空间异质性与尺度和等级的关系,空间异质性的定量描述,空间异质性对生物和非生物过程的影响,以及空间异质性的动态等 5 个方面综述了有关空间异质性的生态学研究的新进展。

**关键词:**空间异质性;尺度;等级;景观生态学

## Spatial heterogeneity in ecological systems

CHEN Yu-Fu, DONG Ming\* (Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093). *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(2): 346~352.

**Abstract:** Spatial heterogeneity in ecological systems is a common understanding of ecologists. The importance of spatial heterogeneity in ecology lies in its ubiquity as a feature of ecosystems and in the ecological effects it raises. Spatial heterogeneity, the complexity and/or variability of ecological systems in space, associates with scale. The degree to which heterogeneity is expressed depends on scale. The hierarchical theory throws light on understanding spatial heterogeneity in ecological systems. Ecological systems can be seen as multi-scale hierarchical mosaic patches. Many quantitative methods, such as nested quadrat analysis, semivariograms, fractals, trend-surface analysis, spectral analysis, etc. provide powerful tools to describe spatial heterogeneity. Spatial heterogeneity has very important influences on both abiotic and biotic processes. Most organisms are benefited from environmental heterogeneity. Modeling and experimental studies over landscape scale is a new challenge to ecologists in studies of dynamics of spatial heterogeneity. Experimental studies on striding across boundaries between landscape patches of some clonal plants can link researches on behaviors of plant individuals and dynamics of patches and landscapes. In the future, defining a system appropriately within which heterogeneity is analyzed and identification of appropriate null models for studies of the effects of heterogeneity are important issues.

**Key words:** spatial heterogeneity; scale; hierarchy; landscape ecology

文章编号:1000-0933(2003)02-0346-07 中图分类号:Q149 文献标识码:A

在上个世纪的后 20a 里,伴随着景观生态学的迅速发展,生态学经历了生态范式的转换<sup>[1-3]</sup>。生态学家已经强烈地意识到自然生态系统在空间上是具有格局的和缀块状的,并且随时间以复杂的,有时是不可预

**基金项目:**国家重点基础研究发展规划资助项目(G2000018607);国家杰出青年科学基金资助项目(39825106)

**收稿日期:**2001-06-26; **修订日期:**2001-11-10

**作者简介:**陈玉福(1968~),男,山东人,博士。主要从事景观生态学和植物生态学研究。chenyf@igsrr.ac.cn

\* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: dongming@95777.com

**Foundation item:** Supported by National Key Basic Research Special Foundation Project (G2000018607) and National Science Foundation of China for Distinguished Young Scholars (No. 39825106)

**Received date:** 2001-06-26; **Accepted date:** 2001-11-10

**Biography:** CHEN Yu-Fu, Ph D. Main research interests are plant ecology and landscape ecology. chenyf@igsrr.ac.cn

测的方式而变化;领会到世界是异质的,非平衡的<sup>[1,3]</sup>。异质性(Heterogeneity)在生态系统中的普遍性和重要性已毋庸置疑。然而,异质性在生态学中并不是一个新的概念,18和19世纪的地植物学家和早期的生态学家就曾在区域和景观水平上对空间异质性做过定性的叙述<sup>[4]</sup>。在种群和群落生态学的理论研究中,为了研究的方便和简单化,人们往往以环境的同质性和空间上的随机分布为基本假定,把空间异质性看作是一个棘手的问题。但是,所有生态系统都在一个广阔的尺度范围内表现出异质性和缀块镶嵌的特点,这种缀块镶嵌是种群动态、群落结构与稳定、元素循环和能量流动等发生的基础<sup>[5]</sup>。生态学系统的空间异质性是新兴的景观生态学研究的核心问题<sup>[6,7]</sup>。在过去的20a里,景观生态学的理论与应用研究经历了前所未有的快速发展,有关空间异质性的概念解释、定量化及其生态学效应的研究有了许多新的进展,在此,本文将数年来对该领域的跟踪和研究工作做一介绍,以期利于国内同行更快地了解和掌握国内外有关生态异质性研究的最新成果和动态。

### 1 空间异质性的含义

笼统地讲,空间异质性是指生态学变量在空间上的不均匀性和复杂性,表现为生态系统的缀块性和环境的梯度变化<sup>[8]</sup>。Li & Reynolds<sup>[9]</sup>提出一个定量的、便于描述和应用的空间异质性的概念,即“空间异质性定义为所研究的系统特性在空间上的复杂性和/或变异性”。景观的生态系统组成构成了基本的空间异质性格局,同时,资源可利用性、环境因子的空间特征以及生物种群和群落在景观上的分布等都表现了异质性的分布格局,这种异质性格局反映了环境异质性对生物在景观上的异质性分布的制约作用。因此,当研究空间异质性的时候,必须弄清所研究的系统特性是什么,是整个景观的生态系统和土地覆盖类型等基本结构组成?还是具有生态学意义的一个或一组系统特性,如植被盖度,物种多样性,土壤养分含量,等等?空间异质性随着所研究的问题或系统特性而变化,不同系统特性的空间异质性的描述方式和变异格局是不同的。

对于一个生境或景观,有许多种异质性,如果系统特性的空间异质性的测量从观测者的角度出发,不考虑任何生态学功能的话,称之为“测量的异质性(Measured heterogeneity)”或“结构的异质性(Structural heterogeneity)”<sup>[9,10]</sup>;相反,如果从生态学实体(生物个体、种群、物种等)的角度出发,考虑到所研究特性的生态学效应,则称之为“功能的异质性(Functional heterogeneity)”<sup>[11]</sup>。“测量的异质性”带有很大的随意性,人为框定一定区域,用各种指数来描述景观异质性,这种方法往往具有较低的生物相关性。“功能的异质性”基于物种所感知和响应的尺度,与生物及生态学过程密切相关。“功能的异质性”表现出多维性,生存于同一环境中的不同生物类群“功能的异质性”是不同的<sup>[10]</sup>。

### 2 空间异质性、尺度与等级

尺度(Scale)是空间异质性的量度单位,空间异质性的程度决定于测量所用的尺度大小<sup>[7]</sup>。对于一个生态学实体,尺度的变换可能会导致异质性的出现和消失<sup>[10]</sup>。尺度与格局的概念必定是相互交织在一起的<sup>[12]</sup>,生态系统所遵循的自然过程受时空尺度的严格限定<sup>[13]</sup>。空间异质性在不同尺度上具有不同的格局,并且生物及生态学过程对空间异质性的反应发生在不同的特定的尺度上<sup>[14]</sup>。

尺度是空间异质性的一个重要方面,依赖于尺度的自相关,而不是连续的自相关是一个普遍的现象<sup>[15]</sup>。许多生态系统的空间异质性格局随空间尺度的变化而变化<sup>[16-19]</sup>,生态系统特性在不同尺度域(Domains of scale)上有着不同的变化速率,这种多尺度格局反映了生态系统的等级特征<sup>[17]</sup>,指示着控制不同尺度格局的不同的生态学过程。自然景观格局形成的主要推动因素可以分为干扰、生物学过程和环境制约<sup>[20]</sup>,而这些因素都同时作用于多个空间尺度,如干扰,从植物个体死亡的局部影响到野火、干旱和流行病害大尺度上的作用,对景观格局形成了多尺度效应;生物的再生过程从一个个体的再生到一组物种组合的重建也发生在一个变化的空间尺度上;再如环境的制约作用包括限制种子萌发的小气候和小尺度土壤条件,以及决定生物群区的亚洲际的气候系统跨越一个广阔的空间尺度<sup>[21,22]</sup>。等级理论被引入生态学,以描述自然景观的这种多尺度空间异质性。

等级理论(Hierarchical theory)考虑的是一种有组织的复杂系统,等级组织系统可以被分解为作用于不同尺度上的功能成分<sup>[23]</sup>。等级理论认为,自然系统的每一等级上都有其独有的特征,即新质(Emergent

properties)或不可简化的特征(Non-reducible properties),因而,不研究该等级,就不能完全理解整个系统<sup>[24]</sup>;同样,要充分理解该等级,就必须研究与之相关的其他等级<sup>[16~25]</sup>。多尺度等级缀块结构,被作为研究景观异质性的一个概念模型,一个缀块有反映更小尺度异质性的内部结构,同时也是更大尺度异质性结构的一部分,不同尺度上的等级组成之间是相互关联的,如低级单元之间的相互作用产生高级单元的动态,而高级单元对低级单元具有制约作用<sup>[1,14,22]</sup>。等级理论非常宝贵的一点是它让我们在关注一个特定尺度上的事件的同时,认识到仍有与之相关的其他尺度<sup>[22]</sup>。等级理论为生态学提供了一个概念的和分析的模型,它不仅可用于景观格局的分析,而且还可用于生态学事件机制的解释<sup>[22]</sup>。

既然生态学系统是一种多尺度等级缀块镶嵌体,不同等级之间又是相互关联的,那么生态学研究就应该采取多尺度的观点,在等级关联的生态学系统中,小尺度上的空间异质性研究可以为大尺度上的生态学格局与过程提供机制方面的解释<sup>[27]</sup>。另外,要充分地评价景观状况,大尺度上的遥感监测必须同小尺度上的野外实地研究结合在一起<sup>[28]</sup>。因此,小尺度上的空间异质性格局及其动态对大尺度景观现状评价和动态监测是非常必要的。

### 3 空间异质性的定量描述

定量描述景观格局及其在时间上的变化是理解异质性景观格局动态与生态学过程及其相互作用的前提<sup>[29]</sup>。尽管空间异质性的普遍性已被清楚地认识到,但空间异质性发生的尺度和程度,及其在不同的生态系统中会如何变化,尚知之甚少。在大多数情况下,对空间变异尺度的理解只是停留在定性的水平上,还不能适用于对格局的概括,更重要的是还不能适用于对格局的成因与效应的概括<sup>[30]</sup>。定量地描述多尺度景观异质性仍是一个有待发展的研究领域。描述格局也就是描述变异,而空间变异的定量描述需要有尺度的界定。一旦格局被弄清楚,就可以去发现格局的决定因素,以及形成和维持格局的机制,在此基础上,才有可能对将来的发展做出预测<sup>[5]</sup>。

空间异质性的定量描述是基于数据类型的,不同的数据类型有不同的描述方法<sup>[9]</sup>。对于景观类型图(Categorical maps),空间异质性可用缀块组成和结构的复杂性来描述,如缀块类型的数目与比例,缀块的形状、大小,景观组分的优势度(Dominance)、相对丰富度(Relative richness)、破碎度(Fragmentation)、聚集度(Contagion)、亲和度(Affinity)等多种指数<sup>[31~39]</sup>。对于数值图(Numerical maps),空间统计学方法,如巢状样方分析(Nested quadrat analysis)<sup>[40]</sup>、半方差图(Semivariograms)或相关图(Correlograms)<sup>[41~46]</sup>、分形方法(Fractals)<sup>[47~49]</sup>、趋势面分析(Trend-surface analysis)<sup>[50]</sup>、谱分析(Spectral analysis)<sup>[51,52]</sup>等可以描述格局如何随尺度而变化,因而,这些方法在空间异质性的定量研究中得到了广泛的应用<sup>[53~57]</sup>。

另外,多元分析方法,包括直接梯度分析(Direct gradient analysis)或回归分析(Regression analysis),间接梯度分析(Indirect gradient analysis)或排序(Ordination),以及分类(Classification)或聚类分析(Cluster analysis)也被用于空间异质性的定量分析<sup>[4,50]</sup>。多元分析方法为生态学家处理复杂的、多变量的数据,分析不同系统特性的异质性和它们之间的相互关系提供了有力的工具。从20世纪50年代以来,这些多元方法有了长足进展。

### 4 空间异质性对生物和非生物过程的影响

空间异质性对生物个体、种群和生态系统的影响,主要是通过比较强调景观背景的案例研究的结果间的相似与差异来探讨。许多研究表明,景观连接度和景观内缀块的大小、形状和多样性影响着物种的生存和持久性,以及物种丰度的分布格局;植物、动物和土壤微生物都能够很好地适应环境异质性,异质性的环境条件有利于大多数生物的生存<sup>[58~62]</sup>。

目前,尽管对于整个生态系统和流域的物质输入输出研究已经比较深入,而对物质和养分在异质性景观的再分配还知之甚少<sup>[16]</sup>。在物质和养分的再分配过程中,水、风、动物及人类活动构成动力因素。另外,景观的地形特征构成了一个复合的环境梯度,不同景观位置的环境条件和资源水平出现差异,植被组合也随环境梯度而发生相应的变化<sup>[63,64]</sup>。

### 5 空间异质性的动态

弄清景观格局与生态学过程的关系是景观生态学研究的一个主要目标,但这个目标实现起来非常困



难,因为景观水平较大的时空尺度增加了实验和假说验证的难度<sup>[16]</sup>。模型是目前研究景观格局与生态学过程之间关系的一个常用的有力的手段<sup>[65,66]</sup>。

景观内缀块的产生与动态受控于自然的和/或人为的干扰作用,干扰(Disturbance)破坏生态系统、群落或种群结构以及改变资源和基质可利用性或自然环境的任何在时间上相对不连续的事件<sup>[67]</sup>。干扰是景观异质性的一个主要来源,是一种重要的景观生态学过程,干扰可以通过改变资源与环境状况来影响生物种群的结构与动态,从而造成或影响景观异质性格局。由于人类活动在环境变化中扮演了日益重要的角色,所以景观尺度上的干扰过程及其作用备受关注。如中国北方内陆干旱-半干旱区沙漠化景观中的风蚀作用和植被演替等自然干扰,以及放牧和植树造林等人为干扰,是流沙缀块和固定沙丘缀块消长的主要成因。这些干扰因素在空间和时间上往往是杂乱无章的,使缀块的形成发生在不同的时间和地点,从而形成一种动态的镶嵌体结构<sup>[7]</sup>。在干旱~半干旱区,景观中缀块的尺度可以小到几米,在这种生境中,植物种群动态,甚至植物个体行为就可以同缀块动态联结起来<sup>[68,69]</sup>。

空间异质性的动态变化实际上是由景观内缀块之间的相互作用引起的,研究景观中相邻缀块间的相互作用,以及这种相互作用如何影响景观过程,与对单个种群、群落或生态系统的结构与功能的经典生态学研究是截然不同的<sup>[70]</sup>,这涉及到景观中的“流(Flux)”。在这方面,研究最多的一个问题是边界效应<sup>[71]</sup>,因为只有跨越边界的“流”才能影响到景观尺度上的动态。有关跨越边界的种子传播和动物活动对景观结构的影响作用已有很多研究工作<sup>[72]</sup>。相反,另外一种发生在较小尺度上的克隆植物(在自然条件下,能够通过营养生长过程形成多个遗传上一致,形态和生理上独立或潜在独立个体的植物)<sup>[73,74]</sup>跨越边界的生长与传播对景观格局与过程的影响作用却得到较少的关注,而它在特定景观中的作用可能是非常重要的<sup>[75,76]</sup>。

## 6 小结

生态学系统的空间异质性已成为生态学家的共识,它存在于生态学系统的各个组织水平和不同的空间尺度,它对于自然界的生物学和非生物学过程有着非常重要的影响。人们对生态学系统的空间异质性的深入理解得益于近年来定量分析方法和复杂性科学的发展。景观尺度上的模型和实验研究将是空间异质性动态研究中生态学家面临的一个新的挑战。

尽管在过去的 20a 里,有关空间异质性的研究得到了突飞猛进的发展,但现在离完成异质性理论还有一段距离。一些重要的问题,如定义适宜进行异质性分析和辨别因果关系的系统,以及选用适当的研究异质性效应的零假设模型(Null models)等是将来有关空间异质性的生态学重要性的研究方向和课题<sup>[3]</sup>。

## References

- [1] Wu J and Loucks O. From balance of nature to hierarchical patch dynamics; A paradigm shift in ecology. *The Quarterly Review of Biology*, 1995, **70**: 439~466.
- [2] Wu J G. Paradigm shift in ecology: An overview. *Acta Ecologica Sinica*, 1996, **16**: 449~460.
- [3] Sparrow A D. A heterogeneity of heterogeneities. *Trends in Ecology & Evolution*, 1999, **14**: 422~423.
- [4] McIntosh R P. Concept and terminology of homogeneity and heterogeneity in ecology. In: Kolasa J and Pickett S T A. eds. *Ecological heterogeneity*. New York; Springer-Verlag, 1991. 24~46.
- [5] Levin S A. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, 1992, **73**: 1943~1967.
- [6] Turner M G. Landscape ecology: the effect of pattern on process. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 1989, **20**: 171~197.
- [7] Pickett S T A and Cadenasso M L. Landscape Ecology: Spatial heterogeneity in ecological systems. *Science*, 1995, **269**: 331~334.
- [8] Wu J G. *Landscape ecology*. Beijing; Higher Education Press, 2000.
- [9] Li H and Reynolds J F. On definition and quantification of heterogeneity. *Oikos*, 1995, **73**: 280~284.
- [10] Dutilleul P and Legendre P. Spatial heterogeneity against heteroscedasticity; an ecological paradigm versus a statistical concept. *Oikos*, 1993, **66**: 152~171.
- [11] Kolasa J and Rollo C D. Introduction; the heterogeneity of heterogeneity: A glossary. In: Kolasa J and Pickett S T A. eds. *Ecological heterogeneity*. New York; Springer-Verlag, 1991. 1~23.
- [12] Hutchinson G E. The concept of pattern in ecology. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*,

- 1953, **105**: 1~12.
- [13] Allen T F H and Hoekstra T W. The confusion between scale ~ defined levels and conventional levels of organization in ecology. *Journal of Vegetation Science*, 1990, **1**: 5~12.
- [14] Kotliar N B and Wiens J A. Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. *Oikos*, 1990, **59**: 253~260.
- [15] Caldwell M M and Pearcy R W. *Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plants*. New York: Academic Press, 1994. xv~xvii.
- [16] Turner M G, O'Neil R V, Gardner R H, *et al.* Effects of changing spatial scale on the analysis of landscape pattern. *Landscape Ecology*, 1989, **3**: 153~162.
- [17] O'Neil R V, Gardner R H, Milne B T, *et al.* Heterogeneity and spatial hierarchies. In: Kolasa J and Pickett S T A, eds. *Ecological Heterogeneity*. New York: Springer-Verlag, 1991. 85~96.
- [18] Qi Y and Wu J. Effects of changing spatial resolution on the results of landscape pattern analysis using spatial autocorrelation indices. *Landscape Ecology*, 1995, **11**: 39~50.
- [19] O'Neil R V, Hunsaker C T, Timmins S P, *et al.* Scale problems in reporting landscape pattern at the region scale. *Landscape Ecology*, 1996, **11**: 169~180.
- [20] Levin S A. Pattern formation in ecological communities. In: Steele J S, ed. *Spatial pattern in plankton communities*. New York: Plenum Press, 1978. 433~465.
- [21] Delcourt H R, Delcourt P A, Webb III T. Dynamic plant ecology: the spectrum of vegetation change in space and time. *Quart. Sci. Rev.*, 1983, **1**: 153~175.
- [22] Urban D L, O'Neill R V, Shugart H H Jr. Landscape Ecology. *BioScience*, 1987, **37**: 119~127.
- [23] Simon H A. The architecture of complexity. *Proc. Am. Philos. Soc.*, 1962, **106**: 467~482.
- [24] Fiebleman J K. Theory of integrative levels. *Brit. J. Philos. Sci.*, 1954, **5**: 59~66.
- [25] Patten B C. Systems approach to the concept of environment. *Ohio. J. Sci.*, 1978, **78**: 206~222.
- [26] Odum E P. *Basic Ecology*. New York: Saunders College Publishing, 1983.
- [27] O'Neil R V, DeAngelis D L, Waide J B, *et al.* A hierarchical concept of the ecosystem. Princeton: Princeton University Press, 1986.
- [28] O'Neil R V, Hunsaker C T, Jones K B, *et al.* Monitoring environmental quality at the landscape scale. *BioScience*, 1997, **47**: 513~519.
- [29] Wu J, Jelinski D E, Luck M, *et al.* Multiscale analysis of landscape heterogeneity: Scale variance and pattern metrics. *Geographic Information Systems (Abroad)*, 2000, **6**: 6~19.
- [30] Robertson G P, Gross K L. Assessing the Heterogeneity of Belowground Resources: Quantifying Pattern and Scale. In: Caldwell M M and Pearcy R W, eds. *Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plants*. New York: Academic Press, 1994. 237~253.
- [31] Li H and Reynolds J F. A new contagion index to quantify spatial patterns of landscapes. *Landscape Ecology*, 1993, **8**: 155~162.
- [32] Li H and Reynolds J F. A simulation experiment to quantify spatial heterogeneity in categorical maps. *Ecology*, 1994, **75**: 2446~2455.
- [33] Fu B J. The spatial pattern analysis of agricultural landscape in the Loess area. *Acta Ecologica Sinica*, 1995, **15** (2): 113~120.
- [34] Fu B J. Landscape diversity analysis and mapping. *Acta Ecologica Sinica*, 1995, **15** (4): 345~350.
- [35] Jia B Q, Ci L J, Yang X H, *et al.* A study on the landscape pattern change of oasis in arid land. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, **21** (1): 34~40.
- [36] Ma K M, Fu B J, Zhou H F. Studies on species and pattern diversities of the forest landscape of Donglingshan mountain region, Beijing, China. *Acta Ecologica Sinica*, 1999, **19** (1): 1~7.
- [37] Wu B, Ci L J. Temporal and spatial patterns of landscape in the Mu Us Sandland, Northern China. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, **21**: 191~196.
- [38] Xiao D N, Bu R C, Li X Z. Spatial ecology and landscape heterogeneity. *Acta Ecologica Sinica*, 1997, **17** (5): 453~461.

- [39] Xiao H, Ouyang Z Y, Zhao J Z, *et al.* Analysis of landscape spatial structure in Hainan Island. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, **21** (1): 20~27.
- [40] Greig ~ Smith P. Quantitative plant ecology (3<sup>rd</sup>). Berkeley and Los Angeles: University of California Press, 1983.
- [41] Sokal R R and Oden N L. Spatial autocorrelation in biology 2: some biological implication and four examples of evolutionary and ecological interest. *Biological Journal of the Linnean Society*, 1978, **10**: 229~249.
- [42] Burrough P A. Multiscale sources of spatial variation in soil. I. Application of fractal concepts to nested levels of soil variation. *Journal of Soil Science*, 1983a, **34**: 577~597.
- [43] Burrough P A. Multiscale sources of spatial variation in soil. II. A non ~ Brownian fractal model and its applications in soil survey. *Journal of Soil Science*, 1983b, **34**: 599~620.
- [44] Burrough P A. Spatial aspects of ecological data. In: Jongman R H G, ter Braak C J F, van Tongeren O F R, eds. *Data analysis in community and landscape ecology*. Wageningen; Pudoc Wageningen, 1987. 213~251.
- [45] Palmer M W. Fractal geometry; a tool for describing spatial pattern of plant communities. *Vegetatio*, 1988, **75**: 91~102.
- [46] Sokal R R, Jacquez G M, Wooten M C. Spatial autocorrelation analysis of migration and selection. *Genetics*, 1989, **121**: 845~856.
- [47] Burrough P A. Fractal dimensions of landscapes and other environmental data. *Nature*, 1981, **294**: 240~242.
- [48] Milne B T. Measuring the fractal geometry of landscapes. *Applied Mathematics and Computation*, 1988, **27**: 67~79.
- [49] Sugihara G, May R M. Applications of fractals in ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 1990, **5**: 79~86.
- [50] Jongman R H G, ter Braak C J F, van Tongeren O F R. Data analysis in community and landscape ecology. Wageningen; Pudoc, 1987.
- [51] Renshaw E and Ford E D. The description of spatial pattern using two ~ dimensional spectral analysis. *Vegetatio*, 1984, **56**: 75~85.
- [52] Chatfield C. The analysis of time series; an introduction (3<sup>rd</sup>). London: Chapman and Hall, 1984.
- [53] Krummel J P, Gardner R H, Sugihara G, *et al.* Landscape patterns in a disturbed environment. *Oikos*, 1987, **48**: 321~324.
- [54] Robertson G P, Huston M A, Evans F C, *et al.* Spatial patterns in a successional plant community; patterns of nitrogen availability. *Ecology*, 1988, **69**: 1517~1524.
- [55] Legendre P and Fortin M J. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio*, 1989, **80**: 107~138.
- [56] Turner M G and Gardner R H. Quantitative methods in landscape ecology; An introduction. In: Turner M G and Gardner R H. eds. *Quantitative methods in landscape ecology: the analysis and interpretation of landscape heterogeneity*. New York: Springer-Verlag, 1991. 3~16.
- [57] Chen Y F, Yu F H, Dong M. Spatial heterogeneity of the psammophytic half ~ shrub community in Mu Us sandland. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, **20**: 568~572.
- [58] Hansson L. On the importance of landscape heterogeneity in northern regions for the breeding population densities of homeotherms; a general hypothesis. *Oikos*, 1979, **33**: 182~189.
- [59] Den Boer P J. On the survival of populations in a heterogeneous and variable environment. *Oecologica*, 1981, **50**: 39~53.
- [60] Fahrig L and Merriam G. Habitat patch connectivity and population survival. *Ecology*, 1985, **66**: 1762~1768.
- [61] Freemark K E and Merriam H G. Importance of area and habitat heterogeneity to bird assemblages in temperate forest fragments. *Biological Conservation*, 1986, **31**: 95~105.
- [62] Van Dorp D and Opdam P F M. Effects of patch size, isolation and regional abundance on forest bird communities. *Landscape Ecology*, 1987, **1**: 59~73.
- [63] Swanson F J, Kratz T K, Caine N, *et al.* Landform effects on ecosystem pattern and processes. *BioScience*, 1988, **38**: 92~98.
- [64] Chen Y F, Dong M. Soil variation along a sandy hillslope in Ordos Plateau. *Quaternary Sciences*, 2000, **20**: 569.
- [65] Gardner R H, Milne B T, Turner M G, *et al.* Neutral models for the analysis of broad-scale landscape pattern.

- Landscape Ecology*, 1987, 1: 19~28.
- [66] Sklar F H and Costanza R. The development of dynamic spatial models for landscape ecology; a review and prognosis. In: Turner M G and Gardner R H, eds. *Quantitative methods in landscape ecology: the analysis and interpretation of landscape heterogeneity*. New York; Springer-Verlag, 1991. 239~288.
- [67] White P S and Pickett S T A. Natural disturbance and dynamics; an introduction. In: Pickett S T A and White P S, eds. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. New York; Academic Press, 1985.
- [68] Dong M. Ecological strategies of exploitation of environmental heterogeneity; Clonal plants of the Erdos Plateau, China, and their potential in combating desertification. In: Farina A, Kennedy J, Bossu V, eds. *Proceedings of the VII International Congress of Ecology*. 19~25 July 1998. Firenze, Italy. 117.
- [69] Dong M, Alaten B, Xing X, et al. Genet characters of *Hedysarum* leave and the characters of its ramet population in different habitats in Mu Us sandland. *Acta Phytoecologica Sinica*, 1999, 23: 302~310.
- [70] Malanson G P. *Riparian Landscape*. New York; Cambridge University Press, 1993.
- [71] Holland M M, Risser P G, Naiman R J. *Ecotones; The role of landscape boundaries in the management and restoration of changing environments*. New York; Chapman & Hall, 1991.
- [72] Villard M A, Merriam G, Maurer B A. Dynamics in subdivided populations of Neotropical migratory birds in a fragmented temperate forest. *Ecology*, 1995, 76: 27~40.
- [73] Dong M. Clonal growth in plants in relation to resource heterogeneity; foraging behavior. *Acta Botanica Sinica*, 1996, 38: 828~835.
- [74] de Kroon H and van Groenendael J. *The ecology and evolution of clonal plants*. Leiden; Backhuys Publishers, 1997.
- [75] Dong M, Chen Y F, Yu F H, et al. Resource use of clonal plants in environmental improvement of ecotones. In: Dong M and Werger M J A, eds. *A spectrum of ecological studies*. Chongqing; Southwest China Normal University Press, 1999. 14~19.
- [76] Chen Y F, Yu F H, Zhang C Y, et al. Role of clonal growth of rhizomatous grass *Psammochloa villosa* in patch dynamics of Mu Us sandy land. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, 21 (11): 1745~1750.

#### 参考文献

- [1] 邬建国. 生态学范式变迁综论. *生态学报*, 1996, 16: 449~460.
- [8] 邬建国. *景观生态学*. 北京: 高等教育出版社, 2000.
- [33] 傅伯杰. 黄土区农业景观空间格局分析. *生态学报*, 1995, 15 (2): 113~120.
- [34] 傅伯杰. 景观多样性分析及其制图研究. *生态学报*, 1995, 15 (4): 345~350.
- [35] 贾宝全, 慈龙骏, 杨晓晖, 等. 石河子莫索湾垦区绿洲景观格局变化分析. *生态学报*, 2001, 21: 34~40.
- [36] 马克明, 傅伯杰, 周华锋. 北京东灵山地区森林的物种多样性和景观格局多样性研究. *生态学报*, 1999, 19: 1~7.
- [37] 吴波, 慈龙骏. 毛乌素沙地景观格局变化研究. *生态学报*, 2001, 21: 191~196.
- [38] 肖笃宁, 布仁仓, 李秀珍. 1997. 生态空间理论与景观异质性. *生态学报*, 17: 453~461.
- [38] 肖寒, 欧阳志云, 赵景柱, 等. 2001. 海南岛景观空间结构分析. *生态学报*, 21: 20~27.
- [57] 陈玉福, 于飞海, 董鸣. 毛乌素沙地沙生半灌木群落的空间异质性. *生态学报*, 2000, 20 (4): 568~572.
- [64] 陈玉福, 董鸣. 鄂尔多斯高原沙化景观坡地地貌的土壤变化特点. *第四纪研究*, 2000, 20 (6): 569.
- [69] 董鸣, 阿拉腾宝, 邢雪荣, 等. 根茎禾草沙鞭的克隆基株及分株种群特征. *植物生态学报*, 1999, 23: 302~310.
- [73] 董鸣. 资源异质性环境中的植物克隆生长; 觅食行为. *植物学报*, 1996, 38: 828~835.
- [75] 董鸣, 陈玉福, 于飞海, 等. 克隆植物在过渡带环境治理中的资源价值. 见: 董鸣, 等主编. *生态学研究文集*. 重庆: 西南师范大学出版社, 1999. 14~19.
- [76] 陈玉福, 于飞海, 张称意, 等. 根茎禾草沙鞭的克隆生长在毛乌素沙地斑块动态中的作用. *生态学报*, 2001, 21 (11): 1745~1750.