干扰与生态系统演替的空间分析

江 洪^{1,3}, 张艳丽², James R Strittholt¹

(1. 美国 保护生物学研究所, 科瓦立斯市 俄勒冈州, 97333.; 2. 美国 俄勒冈州立大学 森林科学系, 科瓦立斯市 俄勒冈州, 97333; 3. 中国科学院华南植物研究所, 广州 510650)

摘要: 演替不光是生态系统在时间序列上的替代过程, 而且也是生态系统在空间上的动态演变。演替的空间属性有演替系列的格局、范围、尺度、演替方向和速率、稳定的程度、多样性、以及在自然和人为干扰下的恢复等。干扰破坏了生态系统的稳定性, 形成生态系统结构和功能的破损, 使生态系统处于一种过渡状态。但是干扰也是生态系统演替的外在驱动力, 自然的和人为的干扰引起的生态系统的对称性破缺, 推动了系统的进化和演变。外界因素作用于生态系统的干扰因子包含了很多种类, 如火、风倒、洪水、病虫害、人类活动等。干扰的属性有范围、频度、季节、强度、损害度、返回时间和循环周期。讨论了这些干扰的类型和生态系统演替所具有空间的特征, 并且介绍了干扰和生态系统演替空间分析常用的方法, 如空间解释和辨识、空间统计分析、空间格局分析和地理信息系统的空间分析、以及空间模拟。

利用了一些典型的实例来深入阐明空间分析在干扰和生态系统演替中的应用。利用美国加利福尼亚北部火干扰的历史和空间分布的记录, 进行了火干扰的空间分析的研究; 用 Spies 等在美国俄勒冈州西部 1972~1988 年的多时段的变化实例说明了收获干扰的影响; 利用俄勒冈州东部山地的主要两个虫害 (山地松树甲虫 (Mountain Pine Beetle) 和云杉蚜虫 (Spruce Budworm)) 22a 的数据分析了病虫害干扰的空间分布格局及其与海拔、温度、降水和植被类型的关系。在生态系统演替的空间分析方面, 以美国俄勒冈州西部的历史和现实植被演替格局的分析为例, 讨论了如何利用空间分析方法研究区域尺度生态系统的演替, 同时比较了历史和现实植被的空间格局指数的变化; 用两个实例来说明空间分析在辨识大陆和国家尺度生态系统变迁中的应用, 一个是美国原生的老森林 (Old-growth) 植被从 1620 年到 1920 年, 300a 的空间格局变化, 另外一个为加拿大植被从 1600 年到 2000 年, 大约 400 a 的空间分布变化。

最后, 对生态系统演替的空间分析的一些重要问题作了探讨, 例如: 空间分析可否帮助确定地带性顶极群落; 如何将外貌与成分结合更好地识别生态系统演替的空间格局与演变趋势; 以及如何利用空间分析研究由于人类活动干扰加剧所造成的生态系统自然演化规律的异化。

关键词: 干扰; 生态系统演替; 空间分析; 空间解释; 空间模拟; 遥感

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30270282); 世界野生生物基金会资助项目 (美国和加拿大); 美国农业部和国家林业局资助项目; 美国自然科学基金会资助项目, Paul G Alland 基金会和 David Packard 基金会资助项目

收稿日期: 2003-05-22; **修订日期:** 2003-08-10

作者简介: 江 洪 (1955~), 男, 重庆市人, 博士, 高级研究员, 主要从事生态空间分析与模拟、遥感应用和保护生物学研究。

致谢: Ron Nielson 和 Dick Warning 博士、浙江大学常杰和葛滢教授给予帮助, 特此致谢。

Foundation item: The project of the National Natural Science Foundation of China (No. 30270282); WWF-USA, WWF-Canada, USDA, US-Forest Service, US-NSF, Paul G. Alland foundation and David Packard Foundation

Received date: 2003-05-22; **Accepted date:** 2003-08-10

Biography: JIANG Hong, Ph. D., Senior research scientist in Conservation Biology Institute, USA. main research field: the spatial analysis and modeling, remote sensing application in ecology and conservation biology.

Spatial analysis of disturbances and ecosystem succession

JIANG Hong^{1,3}, ZHANG Yan-Li², James R Strittholt¹ (1. *Conservation Biology Institute, Corvallis, Oregon, 97333, USA*; 2. *Department of Forest Sciences, Oregon State University, Corvallis, Oregon, 97333, USA*; 3. *Sonh China Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China*). *Acta Ecologica Sinica*. 2003. 23(9): 1861~1876.

Abstract: The succession of ecosystem is not only the replacement in the temporal series, it also is the dynamics change on the spatial scale. The spatial attributes of ecosystem succession include pattern, extend, scale, direction and rate of succession, stability, diversity, and the restoration under natural and anthropocentric disturbance. The disturbance destroyed the stability of ecosystem, caused the damaged of ecosystem structure and function, moved the ecosystem into the transition status. The disturbance, which have high intensity, large area and long-term frequently degraded the ecosystem. However, from other side, disturbance also is the external driving function for the ecosystem succession. The broken of symmetry in ecosystem as the disturbance pushed forward the evolution and development of ecosystem. The external disturbance includes the fire, pest, wind throw, flood, and anthropocentric, especially anthropocentric disturbance, exceed other natural disturbance, both in intensity and scope. The traits of disturbance usually have extend, frequency, season, intensity, severity, return interval, and cycle. In this paper, the spatial characteristics of those traits of disturbance and ecosystem succession are revealed. And the spatial analysis of disturbance and ecosystem succession were discussed, it include spatial explicit and recognize, spatial statistical analysis and pattern analysis, spatial analysis in geographic information system, and spatial modeling.

For the synthesis of spatial analysis applies in disturbance and ecosystem succession, some case studies were contained in this paper. In the spatial analysis for disturbance, we discussed three cases. First, the fire history record about 100 years (from 1990 to 2000) in Northern California, USA, and the change of fire distribution pattern in this region was reported. Second, the report of Spies (1994) was referenced in this paper to explain the influence of harvesting disturbance. Their work regarding the usage of Landsat MSS remote sensing imagery and unsupervised classification method to determine the change of canopy closure coniferous forest (CF) and other forests from 1972 to 1988 in western Oregon, USA. Third example is regard to the two broadly distributed pests in Pacific Northwest, mountain pine beetle and western spruce budworm, we studied their spatial pattern dynamics from 1980 to 2001 and the relationship among their spatial distribution and elevation, temperature, precipitation and vegetation. In the spatial analysis of ecosystem succession, two case studies were discussed. One is the spatial analysis of historical and current vegetation in western Oregon, USA. We studied the ecosystem succession in regional scale by spatial analysis, and compared the change of metrics, e. g. ratio of vegetation cover area, patch number, mean patch size, mean nearest neighbor distance, area weight mean shape index, and interspersions and juxtaposition index. Another one is the research of ecosystem succession in large scale, for example in continental or national scale. It include the old-growth forest disappear in the continental USA from 1620 to 1920, about three hundreds years dynamics; and the spatial distribution change between 1600 and 2000 in Canadian vegetation history.

In the end of this paper, we focused on the discussion regarding the important issues of ecosystem succession research by spatial analysis. For example, whether the climax can be identified through the application of spatial analysis? How do improve the accuracy of recognition for the pattern and the change trends of ecosystem succession by the combination of the outward appearance and components of ecosystem in remote sensing? How do determine the dissimilation of ecosystem succession regular pattern as

anthropocentric disturbance with large area and high intensity using spatial analysis?

Key words: disturbance; ecosystem succession; spatial explicit and analysis; spatial modeling

文章编号:1000-0933(2003)09-1861-16 中图分类号:Q11,Q145,Q948 文献标识码:A

动态变化是生态系统的—个基本特征。在不同的时间尺度上,通常把生态系统的变化分为3种类型:①宏时间尺度(物理环境的长时间变化,例如冰期的进退),②大时间尺度(生物的进化),③中小时间尺度(演替)。通常,对中小时间尺度生态系统变化,即对生态系统演替的研究是生态系统变化研究的侧重点^[1,2]。由于研究对象,研究手段和研究模式等多种原因的限制,传统的生态系统演替和动态的研究较多的集中在变化的时间序列上^[1,3~5]。演替不光是生态系统在时间序列上的替代过程,而且也是生态系统在空间上的动态演变。研究生态系统格局和过程沿着时间序列的演变是现代以生态系统依存的空间为主要研究对象,以空间分析为主要研究手段的空间生态学的一个重要内容^[6]。因为自然的和人为的干扰把生态系统转换为过渡态,造成其格局和过程的变化,所以生态系统演替的研究通常都把干扰作为非常重要的—个因素同时加以考虑^[5,7,8]。一些新的方法和技术的发展为生态系统动力学过程的空间分析创造了条件。如高分辨率的航天与航空遥感^[9],基于地理信息系统的空间分析^[10],空间统计和空间生态模拟的技术和方法^[11,12],特别是景观生态的理论和方法在最近二十多年的发展^[13,14]。

本文通过—些研究实例并结合文献的综述试图阐述应用空间分析进行干扰和生态系统演替研究的特点和方法,及其应用的范围,以期对开展—领域的研究工作起—定的促进作用,并对退化生态系统的恢复重建提供—些理论帮助。

1 干扰和生态系统演替的空间属性

干扰破坏了生态系统的稳定性,形成生态系统结构和功能的破损,使生态系统处于—种过渡状态。高强度,大面积和长时间的干扰往往造成生态系统严重的退化^[2,5~7,15]。但是干扰也是生态系统演替的外在驱动力,自然的和人为的干扰引起的生态系统的对称性破缺,推动了系统的进化和演变。

外界因素作用于生态系统的干扰因子包含了很多种类,如火、风倒、洪水、病虫害、人类活动等^[1,2,7,15],特别是人类活动的干扰,其强度和规模往往都大于许多自然干扰^[5,7,15]。干扰的属性有范围、频度、季节、强度、损害度、返回时间、循环周期和范围^[14]。显然,这些干扰的属性都具有空间的特征,而且表征不同的尺度(图1)。

图1 干扰及其生物和植被反应的时空尺度

万方数据

1.1 干扰的空间属性和空间分析

Pickett 和 Thompson 列表显示了北美几种生态系统中干扰和其影响的面积与频率(表 1)^[17]。从表中可以发现,不同的干扰类型有不同的干扰范围,和频率,其中火的干扰影响最大。图 2 显示了干扰的空间属性^[14,17]。

表 1 北美景观中一些干扰的类型、大小和频率(据 Pickett 和 Thompson 数据整理)

Table 1 The type, size and frequencies of disturbances in North America landscape (based on the data of Pickett and Thompson, 1978)

植被 Vegetation	干扰类型 Disturbances	平均面积 Mean area (hm ²)	最大面积 Maximum area (hm ²)	频率 Frequency
槭树林 Mapple forest	风倒 Windfall	0.01	0.025	
槭树林 Mapple forest	龙卷风 Tornado track	0.1		
北方落叶阔叶林 Northern deciduous	风倒 Windfall		15533	
落叶阔叶林 Deciduous forest	飓风 Hurricane	1610~2400		
草原疏林 Grassland woodland	龙卷风 Tornado track	77	217	8a
落叶阔叶林 Deciduous forest	洪水 Flood	1		
落叶阔叶林 Deciduous forest	泥石流 Landslide	0.1	9	
庞氏松林 Pond Pine	火 Fire	11860		
北方森林 Boreal forest	火 Fire	5922	809716	15~600a
山地针叶林 Mountain conifere	火 Fire	20242		
阿拉斯加内陆 Interior Alaska	火 Fire	1226		218a
北方森林 Boreal forest	火 Fire	1739	80916	33a
落叶阔叶林 Deciduous forest	火 Fire	4.4~12.8	19813.8	10~212a
针阔混交林 Mixed forest	火 Fire	2.0~6.4	21000	7~148a
北方针阔混交林 Boreal mixed forest	火 Fire	1.9~5.0	42680	7~60a

1.1.1 火干扰的识别和空间分析 火的干扰在热带雨林和北方森林这世界上两大生物群区都是主要的干扰因子^[1,2,8]。火干扰的空间识别和分析一直是干扰生态和火生态的研究重点。这方面的研究包括了火风险的空间识别、火的识别和监测、火危害的评估、火后恢复的监测与规划、以及火的历史重建。遥感和地理信息系统在此领域具有不可或缺的作用。AVHRR 卫星虽然空间分辨率低(1 km),但时间分辨率高(2 次/d),因此被广泛应用在火的监测中。例如,应用 AVHRR 卫星影像和 NDVI 指数的数据,1994~1997 年加拿大北方森林每天的火险、火烧场地的识别、和火烧面积大于 100hm² 的过火区域被成功的进行了空间分析^[18,19]。航空遥感和 Landsat TM 卫星则因为较高的空间分辨率(前者为 1 m,后者为 15~30 m),常常被应用在火危害的评估中,辨识出火燃烧的危害程度、面积和空间位置^[20~22],从而为进一步研究火干扰后的恢复提供数据。同时,利用遥感进行火燃料的分类和空间辨识,并作为基础数据输入基于地理信息系统的火险空间模拟系统,它们为火险的分析与预测,火灾的管理提供了科学依据和重要的工具。火格局的历史重建为研究火与气候变化和生态系统动态提供了宝贵的数据来源(图 3)^[23]。

1.1.2 病虫害干扰的辨识和空间分析 病虫害的干扰在生态系统中非常的普遍。在北美的森林生态系统中,它是最大的自然干扰源,其面积超过火干扰的 50 倍,经济损失超过 5 倍,而且病虫害干扰后枯死的林木为火干扰提供了丰富的燃料来源^[24]。病虫害干扰的辨识和空间分析一直是生态学的研究重点。从空间辨识和分析病虫害的发生地点,范围,危害程度,以及格局已有大量的报道^[25],特别是利用陆地资源卫星(Landsat TM)影像进行病虫害对针叶林衰减范围和程度的空间定量研究已取得了许多结果^[26,27]。模拟气候变化对病虫害发生的空间分布的影响,定量分析病虫害的空间分布格局也日益引起关注^[24,28]。

1.1.3 人类活动对生态系统干扰的辨识和空间分析 过去一个世纪,乃至几个世纪,由于人口的增长和全球市场经济的快速发展,对自然生态系统的干扰达到了空前的地步。许多草原被垦殖或过渡放牧,许多森林被砍伐并开垦为农田,或者成为专门生产纤维或木材的人工林。这样的干扰极大地改变了原始森林的组成、结构、分布范围和空间格局^[29,30]。对人类活动干扰的空间辨识和空间分析是干扰生态学和恢复生态学

图2 干扰类型及其空间分布的示意图

Fig. 2 The disturbance types and spatial patterns (partial figures after Turner *et al.*, 2001)

的核心内容之一,也是IGBP中土地利用和土地利用变化研究的重点。历史记载和孢粉分析等重建的植被空间数据和通过遥感辨识的现实植被的数据是研究较大时空尺度生态系统变化的重要依据^[2,14]。

1.2 演替的空间属性和空间分析

演替理论和与其相关的多样性与稳定性一直是生态学中倍受关注和争议的领域。因为其定义和研究的尺度不确定,以及缺乏非常有说服力的证据,这样的争议持续了很长时间,迄今为至尚无定论^[1,2]。不过无论怎样的分歧,生态系统的空间格局和时间动态却一直是这方面研究的对象^[4,16]。当能清楚地从空间分析中提炼出一些确凿的事实和生态系统时空演变的一般特征,会有助于人们对演替过程、顶极假说、稳定性与多样性的尺度界定和作用机理加深理解。

生态系统的格局和过程一直处于运动状态(物质和能量的流动与交换、个体生长、生存竞争、生殖与死亡、扩散与退缩等),没有干扰时,这种运动也在不间断的进行。当出现一个生物群落被另外一个生物群落代替,而且其生存环境也随之改变时,演替便发生了^[4,31]。演替是一个不间断的过程,从时间尺度上,它服从于生物进化,即演替是生态系统进化在中小时间尺度上的体现。全球生态系统现存的空间分布格局代表了长时间尺度和大空间尺度进化的结果,体现了生态系统对环境的长期适应。地理三向地带性使地形因素,特别是海拔和坡向形成了特殊的小气候。这些小气候常常与区域大气候有较大差异。因此,气候顶极的出现,或表现必须依赖于一定的条件,即基于一定的前提:稳定的区域气候条件、相对一致的地理环境、较长时间无大的干扰发生,在这样的条件下,气候顶极将出现并稳定的存在。相反,若是区域气候不稳定(如气候变化)、地理环境多变、干扰频繁发生而且范围大、稳定的气候顶极将很难表现并长期存在。从空间辨识顶极状态的生态系统,需要把握好适宜的尺度和分类等级。空间范围大、分辨率高、分类等级低(如群丛,或群丛组),容易辨出顶极镶嵌体;空间范围小、分辨率低、分类等级高(如群系),容易划分为单元顶极。

例如,从观察到的事实,太平洋西北部的森林生态系统,在生境比较稳定而且比较一致的沿海低海拔

图 3 美国加州北部火干扰格局从 20 世纪 60 年代到 90 年代的变化

Fig. 3 The change of fire disturbance pattern from 1960s to 1990s in Northern California, USA

地区,作为温带雨林气候顶极(Western Hemlock)的云杉林演替后期的老森林(Old-Growth)占据了很大的区域,代表了单元顶极的特征^[1]。但是在太平洋西北部的内陆地区,沿洛基山脉存在不同的海拔和坡向,和不同的干扰系统(如火,病虫害、风倒等),作为气候顶极(Western Hemlock)的云杉演替后期的老森林(Old-Growth)仅有较小的面积,不同演替阶段的花旗松林、松林、年轻的云杉林和落叶阔叶林形成的顶极镶嵌体占据了很大的地域^[1,32]。

由于缺乏长期的历史调查和记载,进行生态系统演替研究的传统方法多是利用空间代替时间,即在现存的空间上抽取一定数量的样地(点),组成编时序列,以此来研究生态系统随时间序列的变化。虽然误差很大,但是没有其它可行的方法替代时,一直被沿用至今^[1,7,31]。由于空间数据的缺乏,演替系列辨识的困难,加之研究手段的不足,对于生态系统演替的空间分析研究甚少。通过遥感和地理信息系统进行生态系统演替的研究自 20 世纪 90 年代以来,陆续已开始有一些报道。Fiorella 等研究了美国俄勒冈州花旗松的更新和年龄与陆地资源卫星(LANDSAT TM)波段组合的相关关系,提出了结构指数(TM4/TM5),并且发现结构指数(TM4/TM5)与针叶林的年龄有较强的相关性^[33]。Cohen 等利用陆地资源卫星(LANDSAT TM)研究了美国俄勒冈州西部森林的属性,他们将 TM 波段(1~5 和 7)利用 Tasseled Cap 技术转换为“亮度(brightness)”、“绿度(greenness)”和“湿度(wetness)”光谱指数,因为“湿度”指数受地形影响较小,而且与森林结构有很强的相关性,因此,他们建议命名湿度指数为“成熟指数(maturity)”,并用此指数预测针叶林的年龄^[34]。Turner 等利用成熟指数研究了美国华盛顿州奥林皮克国家森林公园和北卡罗林纳州阿帕拉迁山高地森林的结构^[35]。因为通过多时段遥感图像的比较分析,可以研究景观的变迁和生态系统的演替,这方面自 20 世纪 90 年代以来陆续有一些报道。例如,Spies 等,利用陆地资源卫星的 MSS 和 TM 影像研究了美国俄勒冈州西部森林管理景观中在人类皆伐干扰活动影响下,针叶林和其它森林(阔叶林与针叶幼林)从 1972 到 1988 年的变化^[36];Turner 等在研究美国华盛顿州奥林皮克国家森林公园和北卡罗林纳州阿帕拉迁山高地森林结构时,还利用陆地资源卫星的 MSS 和 TM 影像比较了 1975,1980,1986,1991 四个时段的森林景观与生态系统的动态^[35];Zheng 等利用陆地资源卫星的 MSS 和 TM 影像研究了中国和朝鲜

边界的长白山自然保护区森林景观从 1972 到 1988 年的变化^[37];Sachs 等利用 1975 和 1992 年陆地资源卫星的 MSS 和 TM 影像研究了加拿大不列颠-哥伦比亚省内陆森林景观和生态系统的动态^[38];Vasconcelos 等利用历史植被图和陆地资源卫星的 TM 影像研究了圭亚纳-比绍的卡奇与奥软革保护地 1956 与 1998 的植被变化^[39];Staus 等,利用陆地资源卫星的 MSS 和 TM 影像研究了 1972 和 1992 年美国北加州 Klamath-Siskiyou 生态区森林景观和生态系统的变化,以及与干扰的关系^[40]。虽然大部分分析只是简单比较了森林和非森林的变化,但这些工作是用空间分析研究生态系统演替的重要开端。如果通过高精度数字遥感和定量分析方法的进一步发展,能够比较准确的对生态系统的类型作出分类,这种多时段的空间比较分析势必帮助人们很好的认识生态系统演替的方向、扩散速率、演替的历史、演替的时间不同步与空间镶嵌性的形成。

2 干扰和生态系统演替空间分析的主要方法

干扰和生态系统演替的空间分析通常包括了:空间解释和辨识、空间分析和空间模拟。

2.1 空间解释和辨识

传统的干扰和生态系统演替的空间解释的方法是植被图的编制。当用历史或者现有的植被空间分布的数据绘制有关的图形时,已经在应用植被空间解释的方法。但是,这样的方法比较粗放,数据很难长期保存,更不能进行定量的空间分析。自从 20 世纪 70 年代以来,数字化的空间数据库和地理信息系统(GIS)的发展逐渐代替了传统的手工制图。地理信息系统是一个收集、储存、管理和分析空间及属性数据的计算机制图系统^[41]。一般的地理信息系统具有 4 个组分:(1)数据输入子系统,从图件、航片、遥感和其它来源收集和整理空间和属性数据;(2)储存和管理数据的数据库管理系统;(3)数据解释的分析系统;(4)图形显示和报告的系统。现在的地理信息系统同时具有很强的空间分析和模拟的功能^[42]。

干扰和生态系统演替的空间辨识方法一般是指遥感分析。数字遥感的多光谱特征,已经成为许多生物物理特征空间辨识,测定和度量的主要手段^[39,43~45]。特别是陆地资源卫星(Landsat)专题制图影像(TM)多时被应用于生态系统演替的研究中。例如,演替状态的识别、植被的遥感结构指数和成熟指数的利用、土地覆盖和土地利用的图示(多时段的遥感分析)、干扰的识别(火的遥感识别、病虫害的遥感识别、收获的遥感识别及调查等)^[23,34,36]。

2.2 空间分析

2.2.1 空间的统计分析 空间统计分析主要是用来比较空间数据与预期的统计分布概率的关系。例如,用来测试空间差异(如方差分析(ANOVA)和 MANOVA)和半方差分析,空间合作和邻聚的关系(如相关、回归、谱分析、空间自相关、克瑞金插值);或空间相似性(PCA、DCA、CCA 等排序分析)^[14,45~49]。

2.2.2 空间格局的分析 自 20 世纪 80 年代开始,由于景观生态学的发展,景观格局的分析得到了极大的重视,涌现了大批有关格局分析的指数^[13,14,49,50]。景观生态的格局分析具有普遍意义,可以覆盖空间格局分析的主要内容。景观格局分析的大部分指数被收集在由俄勒冈州立大学开发的著名景观格局分析的软件系统 FRAGSTATS 中,促进了其广泛应用^[51]。这些指数包括了:面积有关的指数集、缀块密度和大小的指数集、边缘有关的指数集、形状有关的指数集、核心面积有关的指数集、最近邻体指数集、多样性指数集、以及集聚和扩散的指数。这些指数分别代表了不同的尺度(如缀块、类型和景观),多数属于统计指数,它们对于空间格局的分析非常重要。限于篇幅,关于这些指数的定义和数学描述容易在参考文献^[13,14,51]中找到,故不在此作详细讨论。

2.2.3 地理信息系统的空间分析 地理信息系统中的空间分析方法源于 20 世纪 60 年代,开始时主要是应用统计的方法分析点、线和面的空间分布模式,逐渐过渡到空间决策过程和复杂空间系统的时空演化分析^[42]。地理信息系统特有的空间分析一般包括了空间查询与量算、缓冲区分析、叠加分析、和路径分析等。其中空间查询和量算含有:空间关系与属性的查询、空间几何量算、形状量算、距离量算等;缓冲区分析是解决邻近度(Proximity)的问题,即给定一个空间对象或集合,确定它们的邻域,邻域的大小由邻域半径 R 决定。叠加分析是地理信息系统最常用的提取空间隐含信息的手段之一,它可以分为:视觉信息叠加、点与多边形叠加、点与点叠加、多边形叠加、栅格图层叠加。对地理网络进行地理分析和模型化是地理信息系统中网络分析功能的主要目的。网络分析是运筹学模型中的一个基本模型,主要研究路径分析和资源分

配^[52]。

2.3 空间模拟

空间模拟具有 3 个方面的优点:(1)定量描述空间的现象;(2)预测空间格局沿着时间序列的变化;(3)综合时空尺度上的特征。与生态系统演替有关的空间模拟包括了:(1)林分和林窗尺度的空间模拟;(2)景观尺度的空间模拟;(3)大尺度植被动态的模拟(如动态全球植被模型(DGVM)的模拟)。

2.3.1 林窗(GAP)模型 自从 20 世纪 70 年代 Botkin 等提出 JABOWA 以来,历经 30a 的发展,一直是研究生态系统动态变化的重要模拟系统^[2,16]。林窗模型定量模拟了生态系统的定居、繁殖、生长、竞争和死亡,以及对气候、养分及水分的反应,被模拟的对象包括了,森林-苔原过渡带、北方森林、温带森林、热带森林、草原、灌木、和荒漠植被等地球上许多典型的陆地生态系统^[2,16,53]。相当多的林窗模型被用来模拟了生态系统中主要物种的组成和丰度随气候变化的动态^[16,54]。模拟的空间尺度也由早期的林分尺度(0.01~0.1hm²)逐渐拓展到景观或区域尺度^[2]。

2.3.2 景观尺度的模拟 (1)随机的景观模拟 目的是预测空间格局的变化;模拟时间尺度 10 年~几百年,时间步长是年;空间尺度是县(county),空间模拟分辨率是 10~1000 m,典型的模拟变量是密度、转换率、距离和生境,基本特点是空间模拟栅格(细胞)的转换概率是固定变化和邻体特征的函数,优点是,数学函数简单并易于理解,结合了几何、种群动态和种群统计的模型,改进的马尔科夫过程模型包括了空间的分辨率,可发现空间的结构;缺点是,转移概率是常数,没有考虑环境的反馈,不能连接原因与结果。(2)基于过程的景观模拟 目的是预测点 I 到点 J 的流动,以及空间的结构,模拟时间尺度为 10 年~几百年,时间步长是周;空间尺度是县(county),空间模拟分辨率是 10~1000 m,典型的模拟变量是扩散、密度、生长、出生和死亡、动态、振荡和资源(营养,光等),基本特点是基于物质、能量和信息在分室间的流动所决定,优点是能进行空间的解释,并组合了许多空间模型,协调了许多时间与空间的反馈关系,具有真实的物理与生物学过程,能够连接原因与结果,可以评价管理的效果。缺点是,使用了较多复杂的非线性模型,时空尺度的分辨率低^[41,55]。比较典型的基于过程的景观模拟模型是 LANDIS,它能进行景观和区域尺度的物种分布和景观动态的模拟^[56]。

2.3.3 动态全球植被模型(DGVM) 动态全球植被模型是基于生理过程的数值模拟,其目的一般是研究大空间尺度的陆地生态系统动态,特别是植被对全球变化的反应,有代表性的 DGVM 模型有 BIOME4, MAPSS 和 IBIS^[57~60]。DGVM 模型也进行大陆,区域,甚至景观尺度的模拟。DGVM 模型的发展趋势是与生物地球化学过程模型结合,系统模拟生态系统的格局和过程^[59,60]。

3 实例分析

利用一些研究实例,详细地描述空间分析在干扰和生态系统演替中的作用。

3.1 干扰的空间分析

3.1.1 火干扰的识别和空间分析 用美国加利福尼亚北部火干扰的历史和空间分布的记录,进行了火干扰空间分析的研究。研究的目的是系统地利用空间分析研究大约 100a 来火在生态系统演替和生物多样性保护中的作用。研究方法应用了地理信息系统和空间分析。图 3 抽取了 20 世纪 60、70、80 和 90 年代火的空间分布为代表说明空间分布及其演变的趋势。火空间分布的特征是:20 世纪 60 年代比较集中分布在该区域的南部,20 世纪 70 年代在中部和北部;20 世纪 80 年代在整个区域,从南到北都有分布,火的干扰面积较大,20 世纪 90 年代的分布与 20 世纪 70 年代相似,北部和中南部有分布。该区域火的干扰频率不高,火的返回周期较长(图 3)^[23]。在该区域北部对 1987 年大火的空间分析表明,自然的成熟和老森林对火的危害有一定的抵抗性,其高强度危害的火只有 7%~8%发生在这样的生态系统中,幼林,迹地和疏林发生的比例则高的多(30%以上),它有助于在火的干扰下,在森林景观中保持多龄级,多演替阶段的镶嵌结构和较高的生物多样性^[61]。

3.1.2 人类活动对生态系统干扰的辨识和空间分析 人类活动的干扰造成了大面积的土地退化,利用空间分析这种**两方数据**已是全球变化的热点。Spies 等的工作比较有代表性^[36]。他们研究了美国俄勒冈州西部,大约 2 600 km² 的土地,利用陆地资源卫星 MSS 影像,非监督分类的方法,区分了林冠郁闭的针叶林

图 4 收获(A)与病虫害(B)干扰的格局与变化

Fig. 4 The pattern and change of harvesting (A) and pest disturbances (B).

(CF)和其它森林(主要是小于 40a 的幼林和阔叶林,OT))在 1972~1988 年的多时段的变化。因为美国私人林地和公共林地具有不同的管理策略,采伐的方式和强度有较大的差异,空间格局的变化规律是:CF 减少了 71%到 58%在 1972~1988 年间,其中,减少最大的是私人林地,其次是公共林地,最小的是保护的原生公共林地。高海拔(大于 914 m)保留的 CF 最多,较低海拔(小于 914m)保留的 CF 较少。图 4A 显示了他们在该区域中选择的两片 2 500 hm² 的亚景观(林地)的 5 个时段的比较分析,它们分别代表私有和公共林地,其空间格局和干扰面积的差异非常显著。

3.1.3 虫害干扰的辨识和空间分析 为了监测森林病虫害的空间分布并为私有林地和公共林地的管理服务,从 1980 年开始,美国林务局在美国太平洋西北部的华盛顿州和俄勒冈州,每年的夏天都用航空遥感监测病虫害的干扰,并建立了相应的地理信息系统。图 4B 表示了其中两年(1983 和 1990 年)的空间分布格局。基于这些空间解释的数据,研究了其中东部山地 23a(1980~2002)的主要两个虫害(山地松树甲虫(Mountain Pine Beetle)和云杉蚜虫(Spruce Budworm))的空间分布格局及其与海拔、温度、降水和植被类型的关系^[28]。研究表明,山地松树甲虫主要分布在海拔 1200~2100 m 的区域,年均温度 2~9 C,降水 400~2400 mm,主要的植被类型是庞氏松(Pondolosa pine)和洛基松(Lodgeple pine)森林;云杉蚜虫主要分布在海拔 600~1800 m 的区域,年均温度 3~10 C,降水 500~2000 mm,主要的植被类型是花旗松(Douglas Fir)和胶枞(True Fir)森林。两个昆虫的空间分布格局也用多种格局指数作了比较分析^[28]。

3.2 大面积生态系统演替的空间分析

3.2.1 区域尺度的生态系统演替的空间分析 前面已经涉及了如林分或景观尺度的生态系统演替的空间分析,在区域尺度研究生态系统的演替常常与管理及决策应用有关,因此也倍受重视。以美国俄勒冈州西部历史和**两方数据**替格局的分析为例,将讨论利用空间分析研究区域尺度生态系统的演替。美国俄勒冈州开发的历史较短,西部俄勒冈州的历史植被分布格局数据来自 1850 年到 1870 年州的土地管理记录

和历史图件以及 Andrus 等基于 1920~1930 森林调查的图件与数据。现时的森林植被格局是陆地资源卫星 7 (Landsat 7 ETM+) 2000 年夏天遥感影像的分类结果^[62]。同时也研究了历史植被和现实植被的空间格局变化,用土地覆盖比例、最大缀块指数、缀块数目、平均缀块面积、平均最近邻体距离、边缘密度、面积加权形状指数、散布和比邻指数分别比较了历史和现实的植被格局变化(图 6)。结果表明,土地覆盖比例的变化是:演替后期的森林、阔叶林和原生草地大幅度减少,其它土地面积大量增加,最大缀块指数变化和平均缀块面积变化的趋势与土地覆盖面积是一致的。缀块数目变化是:演替后期的森林增加、阔叶林和原生草地、及其它土地面积减少,平均最近邻体距离变化是:演替后期的森林、阔叶林和原生草地有所增加,其它土地面积有所减少;边缘密度和面积加权形状指数变化趋势相似:演替后期的森林和其它土地面积增加,阔叶林和原生草地减少;散布和比邻指数的变化是:演替后期的森林、阔叶林、原生草地和其它土地面积都有减少^[62]。

3.2.2 国家尺度的生态系统演替的空间分析 人类活动的干扰已经极大地改变了亚洲、北美和全球其它大陆的陆地生态系统的空间格局。空间分析的研究对于辨识大陆和国家尺度的生态系统变迁也提供了一个重要的方法^[14]。用两个实例来说明这种应用。一个是美国原生的老森林(Old-growth)植被从 1620 年到 1920 年, 300 a 的空间格局变化(图 7a)^[63],另外一个加拿大植被从 1600 年到 2000 年,大约 400 a 的空间分布变化(图 7b)^[64]。Meyer 空间解译了美国原生的老森林在欧洲大批移民抵达前的空间分布(1620 年),大概覆盖了美国本土 48 个州的一半,大多数分布在湿润的东部和西北部,但是,短短的 300 a 的土地利用历史已经彻底改变了这种格局。东部几乎没有了原生的老森林,仅西北部保留了一部分。虽然在新英格兰区域、东南部和中西部的部分区域通过造林和保护使部分森林得到了恢复,但是大部分已变成了永久的农地,而且靠近太平洋的西北部的原生老森林还在被继续采伐。变化后的空间格局已经非常破碎^[14]。通过对大量的土地管理的历史记录数据、森林和植被分布的历史图件、参考文献、部分区域植被历史空间分布的地理信息系统的整编,我们重建了加拿大欧洲移民定居前的历史植被空间分布。利用 AVHRR 和 MODIS 卫星数字遥感影像,参考了陆地资源卫星 7(Landsat 7 ETM+) 的影像、航空像片和其它的植被与土地覆盖的地理信息系统数据,对加拿大 2000 年植被进行了分类研究。大约 400a 的加拿大植被变化的特点是,原来分布在中西部南面的大草原和邻近的落叶阔叶林与混交林地区,已经永久性的变成了农业用地,东部原生的针叶林或针阔混交林,大部分被次生的落叶阔叶林或人工林替代,西部的原生老森林被大量采伐,北方森林由于火的严重干扰,原来连续分布的空间格局大部变成镶嵌状,靠近亚极地的北方森林向北扩张,森林的面积大量减少,生

图 5 美国俄勒冈州西部的历史和现实植被
Fig. 5 The history and current vegetation in western Oregon, USA.

图 6 美国俄勒冈州西部的历史和现实植被空间格局分析

Fig. 6 Spatial pattern analysis of history and current vegetation in western Oregon, USA.

态系统的空间分布破碎严重。由于人口数量和土地利用历史的不同,加拿大的陆地生态系统退化的总体趋势虽然不如邻近的美国那样严重,但是也比较明显^[64]。

4 讨论与结语

空间分析通过大面积、多时段的航空遥感,特别是航天遥感的应用,以及长达几百年的空间历史分布的记录与图件,和基于点-面转换的孢粉、树木年轮等的记录来研究生态系统的动态演变,为理解干扰与演替之间的相关性,解释单元顶极、多元顶极和顶极镶嵌假说与尺度的密切关系,以及正确地分析和预测生态系统演替的方向、规模和速度做出了贡献。

4.1 空间分析可以帮助确定地带性顶极群落的尺度

虽然地带性顶极存在与否,以及单元或是多元的争论已久,其实通过空间尺度的分析,答案应是肯定的,地带性顶极确实存在,而且在高分类单位和低空间分辨率时是单元的,在低分类单位和高分辨率时是顶极镶嵌的。它类似与自组织系统的吸引子^[65],只是不管是原生演替或是次生演替,生态系统要抵达

图 7 美国(A)和加拿大(B)历史与现实植被变迁的比较

Fig. 7 The comparison of history and current vegetation change in USA and Canada

这一顶级并稳定的存在却需要时间和条件^[4]。起源的异质性、干扰的不确定性、演替时间的不同步性、以及土壤和小地形的影响,便在顶级空间的模板上形成了生态系统的镶嵌。由气候带所决定的地带性植被顶级,它的表现和维持取决于是否有足够长的时间和足够大的空间让其不受干扰的影响。例如,Clements在提出顶级假说时,以北美的植被为对象辨识了14个顶级:2个草地(大草原和苔原),3个灌丛(山艾树,荒漠灌丛和丛林),以及9个森林植被类型(从松林-灌丛到桦木-橡树森林)^[66]。这些顶级植被类型的确定显然是利用的比较高的群落分类单位,大致在植被型(Vegetation),通常代表并覆盖了较大的空间区域。Holdrige在研究植被和气候关系时,也采用的是与Clements相似的比较高的植被分类单位,如热带雨林、湿润森林等,空间的代表面积也很大^[67]。通过在加拿大植被空间分析的结果和在美国太平洋西北部不同演替阶段的空间分析比较明确的支持这一理论^[32,64]。类似的例证可以在许多文献中找到^[1~4,7,15,31]。

因为尺度问题是自然科学的中心问题之一,生态学中对尺度的研究逐渐引起了重视^[68,69]。尺度在生态系统演替的空间分析中非常重要。但是如何正确的确定生态系统演替的空间和时间尺度,一直是没有深入讨论和研究的领域。由于具体对生态系统演替的研究较少有工作报道如下的问题,如被研究的演替系列中的群落归属于什么样的植被分类系统?居于什么等级(群丛,群系,或群系组)?大概覆盖多大的空间区域?代表什么样的生境条件?能够在演替系列中平均持续多长时间?演替的方向是确定性或是非确定性的?因此小尺度上发现的细节与大面积上具普遍性的假说很难对应,从而导致了许多的争论。如果能够将生态演替现象加以很好的整理,系统化、规范化,这类复杂的生态问题可能比较容易找到客观的答案。

4.2 进一步将外貌与成分结合,更好地识别演替的空间格局与演变趋势

传统关于生态系统演替的研究比较侧重于成分的分析,而生态系统演替的空间分析比较侧重于外貌^[1,8]。迄今为生态系统的空间分析的工作仍然比较粗放,利用遥感分类的结果尚存在一些问题。例如,很多遥感植被分类系统十分简单,只有森林与非森林;或仅有针叶林,阔叶林,混交林等,而且非常混乱,不统

—^[33,39]。建立一个比较规范,基本可与现存的植被分类体系匹配的生态系统空间分析等级结构将有助于深化这方面的研究,提高精度和可比性,从而增加应用价值。显然,在获取更准确的调查资料后,更规范、量化、成分与外貌相结合的生态系统演替的研究是需要深入开展的工作。

4.3 用空间分析帮助认识由于人类活动干扰加剧所造成的生态系统自然演化规律的异化

传统的生态系统演替的理论和方法在进行大尺度空间分析时面临着很大的挑战。当展开尺度研究区域或景观的生态演替规律时,会在大部分地域发现:实际的区域或景观往往是由被保护的地带性顶极植被、处于反复干扰和恢复演替的过渡状态的次生群落、人工长期管理下的经营生态系统、继续发展中的永久性人类占据,如道路和城市所组成等。这种镶嵌是全球现在生态系统空间分布的主要格局。前两种属于自然或半自然的生态系统,后两者属于人工生态系统。现在报道的生态系统演替的重点许多集中在处于反复干扰和恢复演替过渡状态的次生群落。干扰(特别是人为的干扰)是全面而且长期的,恢复却是局部和短期的,而且大部分恢复重建的生态系统是在短期内具有经济效益的经营生态系统,其恢复的方向不一定是原生的顶极群落。人类活动干扰下,已大面积退化的生态系统可否回到退化前的演替状态?或是长期保持在人类的经营顶极状态?这是传统的生态系统演替理论难以解决又必须面对的挑战。现在的欧洲、美国、加拿大、中国、日本等许多国家和地区大面积的土地为经营的生态系统(如耕地、人工林和人工草地等),这些在人工控制或维护下的生态系统可以保持很长时间的稳定性。从自然生态系统的角度看,这些生态系统远离了原有的自然演替系列和规律,应视为退化,但是,人口的增长,人类经济活动的加剧,短期内很难预见这些人工的农业和城市景观会退回到原生的自然状态,反而有可能长期存在下去,如大量的农业景观在中国,欧洲,美国东部等已存在了几百,上千年。这是生态系统演替规律在人类活动压力下的异化或偏途,进一步认识和阐明这种异化,对识别在这些区域的生态系统演变趋势和维持区域的可持续发展十分重要。

4.4 空间分析技术的发展和應用

近年来,由于空间技术和信息技术的飞速发展,高分辨率低成本的遥感影像大量涌现,例如,1999年Space Imaging公司发射的IKNOS卫星,有1个 $1\text{ m}\times 1\text{ m}$ 分辨率的全色波段和4个多光谱的 $4\text{ m}\times 4\text{ m}$ 分辨率的波段,相同的还有Orbimage公司的Orbview-3, Eathwatch公司的Quickbird卫星^[8,70],以及搭载在飞机上的高分辨率和多达200多个波段的光谱扫描仪(AVIRS和CASI-2)等^[8],还有基于激光的高精度和实时的遥感技术(光检测和搜索, LIDAR)可以检测森林的垂直结构和地形等的变化,为提取高分辨率和高精度的空间数据提供了很好的条件^[8,70]。陆地资源卫星的较长时期(1970s到2000s)的多时段分析,或与历史记录的航空像片、图件等的结合,为从空间准确的研究生态系统的演替提供了基础^[71]。三维空间分析技术日趋成熟,立体的研究生态系统格局与过程及其演变已逐渐成为可能。高精度空间模拟模型的发展,以及一些分辨率更高的区域气候变化模型(rGCM)的开发,使得对生态系统变化的模拟和预测更准确。

除了上述内容外,认为在干扰和生态系统演替的空间分析领域可能还需要作更多的深入工作,例如:如何将景观生态分析的理论和方法有机地结合在生态系统动态变化的空间分析中;怎样将生物入侵等因素作为干扰因子纳入演替的研究框架;以及更进一步从空间上将演替与其它生态学过程和格局演变的研究(如生物多样性保护,退化生态系统的恢复与重建,生态系统的碳、氮循环,生态系统的可持续性)紧密地联系在一起。

References:

- [1] Kimmins J P. *Forest Ecology* (2 edition). Prince Hall, New Jersey, 1996. 596.
- [2] Shugart H H. *Terrestrial Ecosystems in changing environments*. Cambridge University Press, 1998. 537.
- [3] Smith R L. *Ecology and Field Biology*. Harper & Row Publishers, New York and London, 1966. 686.
- [4] Ricklefs R E. *Ecology* (2 edition). Chiron Press. New York, 1979. 966.
- [5] Turner M G edit. *Landscape heterogeneity and disturbance*. Springer, New York, 1987. 239.
- [6] Tilman D and Kareiva, P, *Spatial ecology*, Princeton University Press, 1997.
- [7] Peng 万方数据. *Succession of community in southern subtropical forest*. Beijing: Science Press, 1996.
- [8] Johnson E. A. *Fire and vegetation dynamics, studies from the North American boreal forests*. Cambridge

University Press, New York, 1995. 129.

- [9] Jensen J R. *Introductory digital image processing; a remote sensing perspective*. Upper Saddle River, Prentice-Hall, 1996. 318.
- [10] Turner M G and Gardner R H. Edit. *Quantitative methods in landscape Ecology*. Springer, New York. 1991. 536.
- [11] Goodchild M F. *Spatial autocorrelation*. Norwich: Geo Books, 1986.
- [12] Murray A T and Snyder S. Spatial modeling in forest management and natural resource planning. *Forest Science*, 2000, **46**:153~156.
- [13] Wu J. *Landscape Ecology, the pattern, process, scale and hierachy*. Beijing: High Education Press and Springer, 2000.
- [14] Turner M G, Gardner R H and O'Neill R V. *Landscape Ecology in Theory and Practice, Pattern and Process*. Springer, New York and Berlin, 2001. 401.
- [15] Yu Z and Peng S Edited. *The restoration ecology of degraded ecosystem in tropical and subtropical*. Guangzhou: Scientific and Technology Publisher of Guangdong, 1996.
- [16] Shugart H H. *A theory of forest dynamics, the ecological implications of forest succession models*. Springer, New York, 1984. 278.
- [17] Pickett S T A and Thompson J N. Patch dynamics and the design of nature reserves. *Biological Conservation*, 1978, **13**:27~37.
- [18] Li Z, Nadson S, Stocks B and Cihlar J. Satellite detection of Canadian boreal forest fires; development and application of the algorithm. *International Journal of Remote Sensing*, 2000, **16**:3071~3092.
- [19] Leblon B, Alexander M, Chen J and White S. Monitoring fire danger of northern boreal forests with NOAA-AVHRR NDVI images. *International Journal of Remote Sensing*, 2001, **22**: 2839~2846.
- [20] Chuvieco E, Martin M P and Palacios A. Assessment of different spectral indices in the red-near-infrared spectral domain for burned land discrimination. *Int J. of Remote Sensing*, 2002, **23**:5103~5110.
- [21] Sunar F and Ozkan C. Forest fire analysis with remote sensing data. *Int. J. of Remote Sensing*, 2001, **22**: 2265~2277.
- [22] Jiang H. Detecting the fire severity using Landsat TM satellite remote sensing data in Northern California. *Int. J. of Remote Sensing*, 2003, **26**.
- [23] Jiang, H. The spatial patterns of fire from 1900 ~ 2000 in Klamath-Siskiyou national forests. *Ecological Application*, 2003, **13**.
- [24] Logan J A, Rgniere J and Powell J A. Assessingf the impacts of global warming on forest pest dynamics. *Frontiers in ecology and the environment*, 2003, **1**(3): 132~137.
- [25] Schowalter T D. *Insect ecology, an ecosystem approach*. Academic Press, San Diego, 2000. 482.
- [26] Volgemann J E, Rock B N. Thematic Mapper data for the detection of forest damage caused by the pear trips. *Remote Sensing of Environment*, 1989, **30**: 217~225.
- [27] Franklin S E. Satellite remote sensing of spruce budwarm forest defoliation in western New Foundland. *Canadian Journal of Remote Sensing*, 1994, **20**(1): 37~48.
- [28] Zhang Y, Jiang H and Schowalter T D. The qunatitative analysis of spatial patterns of Muntain pine beetle and Spruce buttle warm in eastern Cascade of Oregon. *Landscape Ecology*, 2003, **18**.
- [29] Whitney G G. *From coastal wilderness to Fruited plain; A history of environmental change in temperate North America from 1500 to the present*. Cambridge University Press, New York, 1994.
- [30] Heilman G E Jr, Stritholt J R, Slosser N C, *et al.* Forest fragmentation of the conterminous United States; Assessing forest intactness through road density and spatial characteristics. *Bioscience*, 2002, **52**(5): 411~422.
- [31] Breckle S W. *Walter's Vegetation of the Earth*. Springer, Berlin an New York, 1999. 527.
- [32] Jiang H, Stritholt J R and Frost P. The classification of late seral forests in Pacific Northwest, USA, using landsat ETM+ imagery. *Remote sensing of environment*, 2003, **82**.
- [33] Fiorella M, and Ripple W J. Determining successional stage of temperate coniferous forests with Landsat satellite data. *万方数据 Remote Engineering & Remote Sensing*, 1993, **59**(2): 239~246.
- [34] Cohen W B, Spies T A and Fioella M. Estimating the age and structure of forests in a multi-ownership landscape

- of western Oregon, USA. *Int. J. Remote Sensing*, 1995, **16**:721~746.
- [35] Turne M G, Wear D N and Flamm R O. Land ownership and land-cover change in the southern appalachian highlands and the Olympic peninsula. *Ecological Application*, 1996, **6**(4):1150~1172.
- [36] Spies T A, Ripple W J and Bradshaw G A. Dynamics and pattern of a managed coniferous forest landscape. *Ecological Applications*, 1994, **4**:555~568.
- [37] Zheng D, Wallin D O, and Hao Z. Rates and patterns of landscape change between 1972 and 1988 in the Changbai Mountain area of China and North Korea. *Landscape Ecology*, 1997, **12**:241~254.
- [38] Sachs D L, Sollins P, and Cohen W B. Detecting landscape changes in the interior of British Columbia from 1975 to 1992 using satellite imagery. *Canadian Journal of Forest Research*, 1998, **28**:23~36.
- [39] Vasconcelos M J P, Biai J C, Araujo A, et al. Land cover change in two protected areas of Guinea-Bissau (1956~1998). *Applied Geography*, 2002, **22**: 139~156.
- [40] Staus N L, Strittholt J R, Dellasala D A, et al. Rate and pattern of forest disturbance in the Klamath-Siskiyou ecoregion, USA between 1972 and 1992. *Landscape Ecology*, 2002, **17**:455~470.
- [41] Coulson R N, Lovelady C N, Flamm R O, et al. Intelligent geographic information systems for natural resource management. In: Turner M.G. and Gardner, R. H. edited. *Quantitative methods in landscape ecology*. Springer, New York, 1991. 536.
- [42] Aspinall R J. GIS and spatial analysis for ecological modelling. In: Michener, W. K., Brunt, J. W., and Susan G. S. edited. *Environment information management and analysis; ecosystem to global scales*. Taylor & Francis publishers, London, 1994. 555.
- [43] Quatrochi D A, and Pelletier R E. Remote sensing for analysis of landscapes; an introduction. In: Turner M.G. and Gardner, R. H. edited; *Quantitative methods in landscape ecology*. Springer, New York, 1991.
- [44] Jiang H, Apps M J, Zhang Y, et al. Modeling the spatial pattern of net primary productivity in Chinese forests. *Ecological Modeling*, 1999, **122**:275~288.
- [45] Wilson E H and Sader S A. Detection of forest harvest type using multiple dates of Landsat TM imagery. *Remote Sensing of Environment*, 2002, **80**:385~396.
- [46] 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. edited. *Quantitative methods in landscape ecology*. Springer, New York, 1991.
- [47] Perry J N, Liebhold A M, Rosenberg M S, et al. Illustrations and guidelines for selecting statistical methods for quantifying spatial pattern in ecological data. *Ecography*, 2002, **25**:578~600.
- [48] Jiang H, et al. The DCA ordination, quantitative cluster, and environmental interpretation of vegetation in Dongling Mount. *Acta Botanica*, 1994, **36**(7):539~551.
- [49] Li H and Reynolds J F. A new contagion index to quantify spatial patterns of landscapes. *Landscape Ecology*, 1993, **8**:155~162.
- [50] Li H, Wang Z, and Wang Q. The theory and method of quantitative analysis on spatial heterogeneity. *Journal of Applied Ecology*, 1998, **9**: 651~657.
- [51] McGarigal K and Marks B J. FRAGSTATS: Spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure. Portland (OR): US department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station. General technical report, PNW-GTR-351, 1995.
- [52] Wu L, et al. *Geographic information system, the principle, method and application*. Beijing: Science Press, 2001.
- [53] Jiang H, Peng C, Apps M J, et al. Modeling the net primary productivity dynamics of temperate forest ecosystem with a GAP model. *Ecological Modeling*, 1999, **122**: 225~238.
- [54] Bugmann H and Solomn A M. The use of a European forest model in North America: a study of ecosystem response to climate gradients. *J. of Biogeography*, 1995, **22**: 477~484.
- [55] Wallin D O, Swanson F J and Marks B. Landscape pattern response to changes in pattern generation rules: land-use legacies in forestry. *Ecological Applications*, 1994, **4**: 569~580.
- [56] He H, and Hoff D J. Spatial explicit and stochastic simulation of forest landscape fire disturbance and succession. *Ecology*, 1999, **80**:81~99.

- [57] Pentence I C, and Solomn A M. Vegetation models and global change. In: Bradley, R. S. Eds. *Global change of the past*, UCAR/Office for Interdisciplinary Earth Studies, Boulder, Colorado, Co, 1990. 365~383.
- [58] Neilson B P and Running S W. Global dynamics vegetation modelling: *coupling biogeochemistry and biogeography models*. In: Walker, B., Steffen, W. Eds. *Global change and terrestrial ecosystems*. University Press, Cambridge, UK, 1996. 451~465.
- [59] Foley J A, Levis S, Prentice I C, *et al.* Coupling dynamics models of climate and vegetation. *Global Change Biology*, 1998, **4**: 561~579.
- [60] Peng C. From static biogeographical model to dynamic global vegetation model; a global perspective on modelling vegetation dynamics. *Ecological Modelling*, 2000, **135**: 33~54.
- [61] Odion D C, Jiang H, Stritholt J S, *et al.* Fire history and severity patterns and forest management in Klamath national forest, Northwestern California, U. S. A. *Conservation Biology*, 2003, **18**.
- [62] Jiang H. The history, current, and the change of vegetation (1800~2000) in Oregon. *Ecology*, 2003, **84**.
- [63] Meyer W B. *Past and present land use and land cover in the USA*. Consequences, Spring, 1995. 25~33.
- [64] Jiang H, Stritholt J R. The vegetation distribution pattern history (1600~2000) in Canada. In: WWF-Canada, The Nature audite. 2003. 10~13.
- [65] Chang J, and Ge Y. *Ecology*. Hangzhou: Zhejiang university press, 2001.
- [66] Clements F E. Nature and structure of the climax. *J. Eco.*, 1936, **24**: 252~284.
- [67] Holdridge. *Life zone ecology*. San Jose, Costa Rica: Tropical science center, 1967.
- [68] Wu J and Hobbs R. Key issues and research priorities in landscape ecology: An idiosyncratic synthesis. *Landscape Ecology*, 2002, **17**: 355~365.
- [69] Cheng J. The principle of landscape ecology and application in ecosystem management. In: Li B, edited. *Modern Ecology Lectures*, Science Press, 1995. 108~128.
- [70] Song C, Woodcock C E and Li X. The spectral/temporal manifestation of forest succession in optical imagery, the potential of multitemporal imagery. *Remote Sensing of Env.*, 2002, **82**: 285~302.
- [71] Ustin S L and Xiao Q. Mapping successional boreal forests in interior central Alaska. *Int. J. of Remote Sensing*, 2001, **22**(6): 1779~1797.

参考文献:

- [7] 彭少麟. 南亚热带森林群落动态学. 北京: 科学出版社, 1996. 444.
- [13] 邬建国. 景观生态学, 格局、过程、尺度与等级. 北京: 高等教育出版社, 2000. 258.
- [15] 余作岳, 彭少麟主编. 热带亚热带退化生态系统植被恢复生态学研究. 广州: 广东科技出版社, 1996. 266.
- [48] 江洪, 等. 东灵山植物群落 DCA 排序, 数量分类和环境解释. *植物学报*, 1994, **36**(7): 539~551.
- [50] 李海滨, 王政权, 王庆成. 空间异质性定量研究理论与方法. *应用生态学报*, 1998, **9**: 651~657.
- [52] 邬伦, 等. 地理信息系统, 原理、方法和应用. 北京: 科学出版社, 2001. 466.
- [65] 常杰, 葛滢. 生态学. 杭州: 浙江大学出版社, 2001. 313.
- [69] 陈吉泉. 景观生态学的基本原理及其在生态系统经营中的应用. 见: 李博主编, 现代生态学讲座. 北京: 科学出版社, 1995. 108~128.