

景观生态学的实验研究方法综述

沈泽昊

(北京大学环境学院生态学系, 北京大学地表过程分析与模拟教育部重点实验室, 北京 100871)

摘要:实验是生态学研究的基本途径之一, 对其理论的检验和发展至关重要。20 世纪 80 年代后期, 实验研究途径开始应用于景观生态学, 至今方兴未艾。近年来, “景观”的生态学内涵更加强调“不同尺度上的空间异质性”。而研究对象的尺度和空间异质性往往正是景观生态学实验设计和操作所面临的困难。自然界景观格局与过程中客观存在的自相似结构为景观生态实验设计提供了可行性。现有的景观生态学实验方法可分为 3 类: 野外比较观测性实验仍是目前应用较多的方法; 操作性实验设计更严密, 结果更可靠, 但受现实条件的限制更大; 计算机模拟实验是克服实验条件的困难的一个替代途径, 并对理论的检验与发展特别有用。这 3 类实验方法各自存在不同的优势和局限, 彼此难以替代。景观生态实验方法主要从种群、群落和生态系统实验中借鉴并发展而来, 但其实验设计在科学问题和操作尺度上具有显著的特点。从空间范畴来讲, 景观生态实验包含斑块、边界、景观、斑块景观 4 种, 其所对应的生物群体组织水平、实验设计所涉及的问题和解决的方法都有所不同。多尺度的对比实验有助于了解生态现象与机制的尺度推移规律, 是目前实验研究的难点和焦点之一。实验模型系统(EMS)途径来源于生态系统实验。由于它有对自然因素更多的保留和对实验变量的足够控制, 因而适合于景观生态学实验研究。最后介绍了实验模型系统途径的设计思想。并指出 EMS 途径是景观生态学实验研究方法的发展方向。

关键词:景观实验; 尺度; 对比观测性实验; 操作性实验; 计算机模拟实验; 实验模型系统

A review on the experimental approach in landscape ecology

SHEN Ze-Hao (Department of Ecology, College of Environmental Sciences, Peking University, Beijing 100871, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(4): 769~774.

Abstract: As one of the fundamental approaches in ecological research, experiment is a key step in the validation of hypotheses and the development of theories. It was not until late 1980's that the experimental approach began to be applied in landscape ecology, and developed more slowly than other approaches. In recent years, the concept of “landscape” has been increasingly emphasized as “the spatial heterogeneity at various scales”. Furthermore, the comparatively large scale and spatial heterogeneity of the objects studied often impede the design and manipulation of experiments in landscape ecology. However, patterns and processes in natural landscapes exhibit broad structural self-similarity, making experimental design feasible. Currently, the experimental methods used in landscape ecology can be classified into three categories. Field comparative measuring experiments constitute the major part of the experiments in landscape ecology. Manipulative experiments normally have a more rigorous design, and can achieve more reliable results, but are more likely to be limited by space, money, instrument and other resources. Lastly, computer modeling experiments, typically based on prior field comparative measuring or manipulative experimental studies, are more and more likely to be regarded as an alternative for overcoming the previous difficulties, especially for hypothesis validation and theory exploration. The strengths and weaknesses of each approach are complementary, and ensure that all will continue to be used. Experimental methods in landscape ecology can be traced back to experiments in population, community and ecosystem ecology, but are unique in the scientific problems addressed, and the scale for manipulation. There are four spatial targets of experimental landscape research: patch, edge, landscape, and patch to landscape. Each type corresponds to a different level of biological assemblage, differing in the central scientific problem and

基金项目:国家自然科学基金资助项目(No. 30000024)

收稿日期:2003-07-06; **修订日期:**2003-11-26

作者简介:沈泽昊(1968~), 男, 湖北红安人, 博士, 副教授, 主要从事植被生态学和景观生态学研究。

Foundation item: National Natural Science Foundation of China(No. 30000024)

Received date: 2003-07-06; **Accepted date:** 2003-11-26

Biography: SHEN Ze-Hao, Ph. D., Associate professor, mainly engaged in vegetation science and landscape ecology.

resolving approach in experiment design. Comparative measuring and manipulative experiments relating several spatial and temporal scales are helpful for exploring scaling rules of ecological phenomena and mechanisms. Scaling is now viewed as one of the challenges and central issues in experimental landscape ecology studies. The application of Experimental Modeling System (EMS) has only recently been regarded as an advance of experimental landscape ecology, although the idea has been applied in population and ecosystem studies for several decades. This system is favored for conserving more natural factors and adequately controlling design parameters. The discussion about the design methodology and broad application in case studies suggests that, the EMS approach will greatly enhance the development of experimental landscape ecology.

Key words: landscape experiment; scale; comparative mensurative experiment; manipulative experiment; computer modeling experiment; Experimental Modeling System (EMS)

文章编号:1000-0933(2004)04-0769-06 中图分类号:Q149 文献标识码:A

Diamond 将生态学实验分为实验室实验、野外实验和自然界的天然实验 3 类^[1]。自然界每时每刻都在进行着各种天然生态学实验。但这类实验的影响因子错综复杂,不同时空尺度的过程交互作用,难以建立确切的因果关系和作用机制。而实验室内发展起来的“还原主义”方法论,通过逻辑严密的实验设计和统计学检验来保证结果的可靠性,从而成为验证理论假说的工具,和生态研究的必需手段。

生态学史家认为是德国植物生理生态学家 Schimper 开创了生态学实验研究的传统,与 19 世纪的博物学传统共同奠定了生态学的研究途径^[2]。实验手段对于种群和群落生态学理论的贡献十分突出,Gause 的草履虫竞争排斥试验是其中的典范^[3]。

在 20 世纪 80 年代兴起的景观生态学研究,实验途径还相对缺乏。以当前景观生态研究的热点之一“生境破碎化”为例,Debinski 和 Holt 根据实验研究的标准,统计了 1984~1999 年发表在与生态学有关的 22 种重要国际学术刊物上关于“生境破碎化”的实验研究,仅仅检索到 20 篇,其中 90 年代以前仅有两篇^[4]。

相比较野外调查和模型途径,景观生态学中实验研究发展的相对缓慢,主要原因来自学科研究对象的特征^[5,6]:① 研究范围尺度大,其中的系统变量复杂难以控制;② 实验单元的内部均质性、结构与功能一致性难以保证;实验单元的随机分布和无差别重复也不易实现;③ 操作的时间长,生态响应的过程慢,难以控制随机事件和外来因素的干扰;很多表现为概率事件的生态过程(如干扰)涉及较大的时空尺度而无法保证取样;④ 现实操作易受经费、人力、设备不足,实验对象所有权限不同等管理等因素的限制。

1980 年代后期,景观生态学的实验研究开始出现。尽管目前仍比较薄弱,远不能覆盖其理论和实践各方面的问题,但已表现出鲜明的特点^[3,6~9]:① 适应不同研究对象的时空格局与尺度特征,形成了野外对比观测性实验、操作性实验、计算机模拟实验等不同的实验途径;② 实验涉及从斑块到景观的不同空间尺度水平;③ 实验模型系统途径的发展,反映了景观生态学实验研究的方法论进展;③ 部分专题的实验研究进展较快,研究已相当深入,开始对景观生态学理论的发展产生直接影响,如生境破碎化^[9]、植被干扰^[10]、种子扩散^[11]等。

1 景观生态实验途径的逻辑基础

20 世纪 90 年代以来,“景观”概念内涵的扩展在一定程度上减缓了这种困难。一方面,“景观”定义更加强调“不同尺度上的空间异质性”^[12],这就有可能在便于操作的较小尺度上设计实验来探索或检验景观生态规律和机制。等级理论的“约束”概念也有助于这一途径的成功。因为某一等级的生态系统受其低一等级的组分行为约束,和高一等级上的环境约束^[13]。另一方面,对一些景观格局和过程的分维分析表明自相似的结构存在于一定尺度范围,在此范围内的时空格局不随观测和分析的尺度而变化^[14,15],这为小尺度控制实验的结果在一定尺度范围内的外推(Scaling up)提供了理论依据^[16,17]。

然而,任何景观格局和过程都对应于一定的时空尺度,不同时空尺度上的生态学过程具有不同的机制^[13]。因此,研究结果的尺度推绎是目前景观生态学中的一个理论难点。关键之一在于寻找尺度的断点,发现不同生态现象和过程的特征尺度范围^[12]。因而相关的前期研究对合理的实验设计非常重要。

2 实验方法的类型

实验设计是实验的逻辑框架,其基本内涵是:必须对实验单元施加事先定义的不同“处理”,包括“对照(control)”处理;每种处理都有足够多的独立的重复;不同处理对实验单元的分配是随机的^[18]。根据方法论的特点,景观生态实验方法可分为 3 类,即:① 野外的比较性观测试验;② 操作性实验;③ 野外研究与模型相结合的计算机模拟实验。

2.1 野外观测比较实验

观测比较实验的基本特征是,选取环境梯度上或某一生态过程中的不同点,就实验对象进行对比观测,以检验环境梯度或生态过程对观测指标效应的显著性。无需进行实验操作,环境梯度值或生态过程的观测因子值即是对实验单元的“处理”水平。

关键在于对比观测的取样可比性;确保随机重复的取样或测量在时空中的散布格局适合要检验的假设,是测量性实验设计中最严格的方面^[18]。

观测比较实验方法的优点在于:① 取样在空间尺度和对象的选择上有较大余地,减轻了管理和实验成本的限制;② 实验时间的约束较小,可以避免因实验和观测时间不足而得出错误结论;③ 实验条件受人为操控影响小,对自然状况有最好的代表性和普遍性。④ 对于一些大尺度、低频率现象和过程来说,对比观测实验也许是目前唯一可行的研究途径,如森林火烧干扰体系(disturbance regime)的景观生态效应。

这种实验方法的致命缺陷是:① 往往缺乏处理前观测和空间上可靠的对照;② 由于受空间异质性的影响而难以重复;③ 非观测因子的影响及多因子间的交互作用难以排除。这些不足降低了基于野外观测实验结果的统计推断的可靠性。

2.2 操作性实验

操作性实验中不同的实验单元要接受两种以上的不同“处理”,对实验单元的“处理”分配是随机的^[18]。由于采用对照、重复、实验操作的随机化和分散安排实验单元等手段来控制偏差和随机误差,因而比观测性实验得到的结论更可靠。

操作性实验设计的特点在于:①要求实验单元的均质性和一致性,实验结果的差异可直接归因于处理的效果;②不同实验单元接受不同的处理;每一种处理的实验单元有足够重复;④安排时、空对照来排除外来因素的干扰;④处理对实验单元的操作是随机或分散安排的;⑤实验设计的景观大小适合研究对象的时空尺度;⑥处理后的取样时间足够长,以确保观测到实验的滞后效应。

景观水平上的操作性实验将受到以下方面的限制:①实验单元内部和彼此之间的空间异质性难以保证真正的重复;②在野外很难控制多个独立的变量;③研究对象的大尺度可能给实验操作带来难以克服的困难^[8]。

2.3 与野外研究结合的模式实验

由于大尺度野外调查或实验操作面临的实际困难,计算机模拟实验成为一种正在兴起的替代途径^[8,19,20]。即通过经验研究构建景观生态统计模型或机理模型,利用野外观测数据对模型的参数体系赋值;然后改变模型的边界条件、运算规则或模型结构,以预测不同情景下的结果^[21]。

计算机模拟实验在生态学中应用前景很广,其主要优点是可以对理论上存在而操作上难以实现的各种可能性集中进行实验探讨,非常有利于理论探索,并大大降低了实验成本。因此适合于对干扰扩散、种子散布等生态过程及大规模景观动态、气候变化或生境碎裂化过程中的森林动态等问题的实验性模拟预测^[22~24]。

但模型实验以演绎为其方法论基础,这种实验结果的可靠性依赖于模型逻辑结构的严密性和所包含的生态机理的复杂程度。其参数体系与赋值的合理性取决于野外观测和实验研究的基础。由于这种模型复杂的结构和参数体系,其在不同景观类型之间的可移植性较差。

2.4 景观生态实验的特点

景观生态学采用的实验方法大多是在种群、群落和生态系统实验的基础上发展起来的。因此在具体的操作上与前者存在很多共同点。而景观生态实验的特点主要表现在 3 个方面:

(1) 科学问题 景观生态学实验检验的科学问题主要涉及异质性、尺度效应、空间格局和空间过程,以及不同的生物学组织层次的响应;而这些问题是过去的实验不曾关注的。

(2) 实验对象 景观生态学实验往往在异质的空间范围内进行,涉及多尺度或不同类型实验单元的操作与对比;而景观以下水平的实验一般要求实验单元性质的初始一致性。

(3) 实验条件 由于纳入对时空异质性和人类因素的考虑,实验环境更接近现实景观,因而对实验控制的挑战更大,在设备和空间上的要求也更高。

3 景观生态实验设计的尺度

景观生态学实验涉及斑块和景观两个尺度水平,和 4 类空间范畴:斑块、斑块边缘(或廊道、景观过渡带)、景观、斑块—景观^[9]。所观测的生态过程或生态响应则涉及个体、种群、复合种群、群落到生态系统多个生物学组织层次。

3.1 景观斑块实验

此类研究以均质斑块为实验对象,检验的斑块特征包括空间特征和功能特征。

斑块空间特征实验,以群落结构类似的生境斑块为实验单元,实验变量是斑块的形态属性,如面积、周长/面积比、形状等。采用操作或比较观测的方式检验斑块空间属性对生物个体行为(如迁移等)、种群动态(如侵入、遗传结构变化、局部灭绝)和群落演替特征的影响^[25~28]。此类实验的一个关键是区分斑块面积和形状的生态效应。

斑块功能特征实验采用系统思想,运用黑箱方法,观测系统的输入和输出。实验设计的特点是比较不同结构类型的斑块,或进行实验干扰前后的对照观测,如 Carpenter 等提出的成对集水区(Paired catchment)方法^[5]。从生物多样性^[29]、生产力和养分

收支^[30]、水土流失^[31]等系统整体性参量测定比较不同类型斑块的功能和动态。以 Hubbard Brook 实验林为代表的生态系统实验研究是斑块“功能”实验的先驱^[32]。这种实验设计考虑了对实验操作的对照,但忽略集水区内部的空间异质性和对照实验单元之间的差异,且实验重复一般不充分。

3.2 斑块边界实验

斑块边界或过渡带的环境梯度较大,水平方向的生态过程(如物流、能流和有机体流等)较强,与边界格局特征的相互作用显著,是生态学理论探讨的热点之一^[33]。加上此类地段的空间尺度小,便于实验控制,因此成为目前景观生态学实验研究的重点对象^[33,34]。但统计表明,目前对斑块边界的实验仍以比较观测为主,操作性实验比例很小^[9]。

斑块边界实验考察的实验变量主要是边界的形态特征(如形状、生境梯度或对比度)和功能特征(如可进入性,可穿越性等)^[25]。而斑块边缘实验主要从动物个体行为、种群统计^[35,36]、生境边缘种、干扰扩散、外来种入侵、地表地下径流中的养分运移等角度^[37~40],检验边界对物流、能流、有机体流产生的边缘效应,包括阻隔、过滤、通道、庇护等作用。

3.3 景观水平的实验

一些重要的生态过程如生境碎裂化、复合种群动态等属于景观水平的过程。斑块和边缘带实验不足以认识这些过程与景观整体特征之间的相互影响及机理,因而景观水平的实验研究不可缺少。但因为种种困难,迄今此类实验研究为数尚少。McGarigal 和 Cushman 统计了 1995~1999 年发表的 55 项关于生境碎裂化实验研究中,其中只有 5 项属于景观水平的研究,包括 2 项野外对比观测实验和 3 项操作性实验^[9]。

景观水平的实验主要用于检验景观异质格局特征对动植物种群、复合种群动态的影响。关于格局异质性的实验变量主要有:斑块或廊道的统计特征、斑块或基质的连接度、格局尺度的地统计学指标、景观空间构型等等。生物响应变量则主要是个体行为、种群及复合种群动态、群落物种多样性、及生态系统功能等方面。实验主要检验的理论涉及不同物种对生境碎裂化过程的响应差异^[28]、复合种群的局部灭绝和救援效应^[41,42]、廊道作用、捕食关系^[43]等,以及自然或人为过程带来的干扰及其生物响应^[44]。

在实验设计上,有利用自然景观和设计不同格局的人工景观两种方式;对生物响应的观测可能利用景观中现有的动植物种群或引进实验种群。景观水平生态过程,如干扰、降水、生境碎裂化等则一般作为实验处理加入。

3.4 斑块-景观水平实验

多尺度的研究对于景观生态学的理论发展,尤其是尺度推绎法则的建立极为重要^[45]。McGarigal 和 Cushman 限定此类实验的标准是:以斑块为实验单元,但观测的自变量包括对象斑块周围特定“邻体”距离之内的景观结构特征^[9]。但斑块-景观尺度的实验至今仍不多见。在其统计的 55 项关于生境碎裂化的实验研究中,只有 8 项同时观测了斑块和景观水平的特征,尽管其中 4 项实验同时进行了重复和对照,但没有一项操作性实验。

斑块-景观多尺度实验的重点在于检验和比较不同生物学组织水平(个体、种群、复合种群、群落)对不同尺度空间异质性和尺度效应本身的响应,及生物在不同组织水平上的行为机理。例如,Dooley 和 Bower 比较两块 20 hm² 的碎裂化和未碎裂化景观中,草地鼠(*Microtus pennsylvanicus*)种群的密度、种群生长速率、存活和补充等,以检验生境碎裂化的生态后果。并根据 3 种大小(0.06, 0.25, 1.0 hm²)斑块中的统计特征检验碎块规模效应。结果发现:不同碎裂化程度的景观之间差别强烈,而不同大小的斑块之间没有显著的统计差异。尽管种群的生境丧失达 72%,斑块中的一些个体却在繁殖中获益^[46]。生境碎裂化的个体和种群效应差别可能如此巨大,显示了在检验大尺度生境改变的种群响应时采用等级实验设计的重要性。

4 实验模型系统(Experimental Model System, EMS)

由于现实景观中实验操作的种种困难,采用微景观和小型实验物种来减小实验的空间尺度成为一种替代途径,即 EMS 途径。由于 EMS 能较好地满足操作性实验的要求,对检验景观生态学的理论假说具有重要意义,因而越来越引起重视^[6,8]。

4.1 概念与基本特征

实验模型系统即在相对小、但足以进行实验的尺度上操作、控制空间镶嵌体,用以模拟和检验景观水平格局与过程的实验设计^[6]。这种实验通常设计在实验室或户外控制条件下进行,具有半自然的性质。一方面可以满足对真实自然景观过程的反映;另一方面通过尺度的“缩微”和系统结构的简化,方便对实验单元进行独立的重复和有效控制。这种实验又称微景观(Microlandscape)实验^[8,47]。

EMS 的实验思想源于生态系统实验研究中的“微宇宙”(Microcosms)概念,20 世纪初即开始应用于湖沼学研究^[5]。Gause 的草履虫竞争排斥实验^[3]、Odum 对银泉生态系统能量动态的研究^[48]、Huffaker 的空间捕食模型实验都是其中的经典范例^[49]。而“生物圈 2 号”则是同一实验思想在大尺度的尝试^[50]。

实验模型系统为理论与自然现实之间的桥梁。这种实验设计的优点在于:通过简化和缩微,可以实现对观测变量和处理的操作;易于重复;对环境变量的准确控制^[51]。

4.2 发展趋势

实验模型系统途径在景观生态学中的应用始于 20 世纪 80 年代^[52]。Wiens 和 Milne 在美国新墨西哥州草原群落中的甲虫实验是最早、最有影响力的微观景观生态学实验研究之一^[47]。他们选择 10 块有不同植被镶嵌格局的 5m×5m 样方,详细记录了一种甲虫(*Coleoptera*)在不同样方中的运动,并用分维值量化不同样方的格局异质性。结果表明甲虫的运动轨迹和速度明显受景观格局及其分形结构的影响。Lovejoy 最早采用这一方法研究了森林生境碎裂化产生的隔离和斑块边缘效应^[53]。Robinson 和 Holt 从 1984 年起,在撂荒地上利用割草机维持由不同大小、形状的草丛斑块构成的异质景观,研究生境破碎化和斑块空间格局对一些动、植物种群动态、群落结构与功能的影响^[26,28]。Grime 等曾应用控制实验研究了土壤异质性、放牧和菌根等因子对模型系统区系多样性的影响^[29]。

20 世纪 90 年代以来,采用 EMS 途径的研究在数量上迅速增加。随着研究的深入和技术的进步,EMS 研究途径表现出以下的发展趋势:

(1) “回归”自然 早期实验很多在实验室内进行;而现在更多的实验回到野外进行,以便包括不同的生态系统类型,更好地反映现实的景观过程和格局特征。

(2) 实验对象个体和种类范围增大 早期实验中,原生动物和节肢动物是首选的实验对象^[54]。目前,在自然干扰、生境碎裂化等景观过程的实验研究中,鸟类、小型哺乳动物和植物等已成为最常见的实验对象^[4,26,55]。

(3) 尺度扩展与多尺度的结合 实验设计的尺度正在从斑块到景观整体,及多尺度研究;观测变量涉及个体行为、局部种群和复合种群动态、群落结构以及生态系统功能特征^[27,28]。大尺度和多尺度的实验设计更是当前主要的技术趋势^[56]。

(4) 景观生态过程的扩展 已有的过程研究以个体行为和种群动态为主,而关于景观格局和生态系统过程(如物质和能量在镶嵌体中的运动)相互关系的研究日益受到关注。

综合来看,EMS 实验已应用于不同的景观和物种,为对生物行为机制的推断提供了有用的经验数据^[56],尽管这一方法仍不能彻底解决由尺度带来的理论难题,如:①小尺度研究结果作跨尺度外推的策略和可靠性;②简化的人工控制系统对真实景观中环境条件、格局与过程的代表性;③较大尺度上野外实验的“假重复”或无重复问题^[57]。它们代表了非实验研究与理论模型推演之间的经验系统,在景观模型的发展、参数化和验证中起到重要的作用。EMS 途径正在成为景观生态学实验研究的一种重要手段。

References:

- [1] Diamond J. Overview: laboratory experiments, field experiments and natural experiments. In: David, J. and T. J. Case, eds. *Community ecology*. Harper and Row, New York, USA, 1986.
- [2] McIntoch R P. *The Background of Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, U. K., 1985.
- [3] Gause G F. *The struggle for Existence*. Williams and Wilins, 1934.
- [4] Debinski D M, Holt R D. A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conservation Biology*, 2000, **14**(2): 342~355.
- [5] Carpenter S R, Chisholm S W, Krebs C J, et al. Ecosystem Experiments. *Science*, 1995, **269**: 324~327.
- [6] Ims R A. Experimental landscape ecology. In: Wiens J A, Moss M R, eds. *Issues in Landscape Ecology*. IALE 5th World Congress. Colorado: Snowmass Village, 1999.
- [7] Lawton J H. Ecological experiments with model systems. *Science*, 1995, **269**: 328~331.
- [8] Wu J G. *Landscape ecology—pattern, process, scale and hierarchy*. Beijing: Higher Education Press, 2000.
- [9] McGarigal K, Cushman S A. Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effects. *Ecological Applications*, 2002, **12**(2): 335~345.
- [10] Hubbell S P, Foster R B, O'Brien S T, et al. Light-Gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a Neotropical forest. *Science*, 1999, **283**: 554~557.
- [11] Nathan R G, Muller-Landau H C. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Tree*, 2000, **15**: 278~285.
- [12] Pickett S T A, Cadenasso M L. Landscape Ecology: Spatial heterogeneity in ecological systems. *Science*, 1995, **269**: 331~334.
- [13] O'Neill R V, Johnson A R, King A W. A hierarchical framework for the analysis of scale. *Landscape Ecology*, 1989, **3**: 193~205.
- [14] Burrough P A. Fractal dimensions of landscapes and other environmental data. *Nature*, 1981, **294**: 240~242.
- [15] Krummel J R, Gardenar R H, Sugihara G, et al. Landscape patterns in a disturbed environment. *Oikos*, 1987, **48**: 321~324.
- [16] Barret G W, Peles J D, Harper S J. Reflections on the use of experimental landscapes in mammalian ecology. In: Lidicker W Z Jr., ed. *Landscape approach in mammalian ecology*. Minneapolis, MN: University of Minnesota Press, 1995. 157~174.
- [17] Collins R J, Barret G W. Effects of habitat fragmentation on meadow vole (*Microtus pennsylvanicus*) population dynamics in experiment landscapes. *Landscape Ecology*, 1997, **12**(2): 63~67.
- [18] Hurlbert S H. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs*, 1984, **54**(2): 187~211.
- [19] Turner M G, Gardner R H, eds. *Quantitative methods in landscape ecology*. New York: Springer-Verlag, 1991.
- [20] Mladenoff D J, Baker W L. Development of forest and landscape modeling approaches. In: Mladenoff D J, Baker W L eds. *Spatial modeling of landscape changes*, 1999. 1~13.
- [21] Liang X, Xie Z. A new surface runoff parameterization with subgrid-scale soil heterogeneity for land surface models. *Advances in Water*

Resources, 2001, **24**: 1173~1193.

- [22] Kareiva P, Andersen M. Spatial aspects of species interactions: the wedding of models and experiments. In: Hastings A, editor. *Community ecology: lecture notes in biomathematics*. Berlin: Springer-Verlag, 1986.
- [23] Wu Y G, Sklar F H, Gopu K, *et al.* Fire simulations in the Everglades landscape using parallel programming. *Ecological Modeling*, 1996, **93**: 113~124.
- [24] Malanson G P, Armstrong M P. Dispersal probability and forest diversity in a fragmented landscape. *Ecological modeling*, 1996, **87**: 91~102.
- [25] Collinge S K, Palmer T M. The influences of patch shape and boundary contrast on insect response to fragmentation in California grassland. *Landscape Ecology*, 2002, **17**: 647~656.
- [26] Holt R D, Robinson G R, Gaines M S. Vegetation dynamics in a experimentally fragmented landscape. *Ecology*, 1995, **76**(5): 1610~1624.
- [27] McIntyre N E, Wiens J A. How does habitat patch size affect animal movement? An experiment with darkling beetles. *Ecology*, 1999, **80**(7): 2261~2270.
- [28] Robinson G R, Holt R D, Gaines M S, *et al.* Diverse and contrasting effects of habitat fragmentation. *Science*, 1992, **257**: 524~526.
- [29] Grime J P, Mackey J M L, Hillier S H, *et al.* Floristic diversity in a model system using experimental microcosms. *Nature*, 1987, **328**: 420~422.
- [30] Johnson C E, Driscoll C T, Siccama T G, *et al.* Element Fluxes and Landscape Position in a Northern Hardwood Forest Watershed Ecosystem. *Ecosystems*, 2000, **3**: 159~184.
- [31] Cerdà A. The effect of patchy distribution of *Stipa tenacissima* L. on runoff and erosion. *Journal of Arid Environments*, 1997, **36**: 37~51.
- [32] Bormann F H, Likens G E. *Pattern and Process in a Forested Ecosystem*. Springer-Verlag. New York, 1979.
- [33] Hansen A J, di Castri F. *Landscape boundary: Consequences for biotic diversity and ecological flows*. New York: Springer-Verlag, 1992.
- [34] Lidicker Jr W Z. Responses of mammals to habitat edges: an overview. *Landscape Ecology*, 1999, **14**: 333~343.
- [35] Biondini M, Steuter A A, Grygiel C E. Seasonal fire effects on the diversity patterns, spatial distribution and community structure of forbs in the northern Mixed Prairie, USA. *Vegetatio*, 1989, **85**(1~2): 21~32.
- [36] Swanson F J, Franklin J F. New forestry principles from ecosystem analysis of Pacific Northwest forest. *Ecological Application*, 1992, **2**(3): 262~274.
- [37] Gentle C B, Duggin J A, *Lantana camara* L. invasions in dry rainforest-open forest ecotones: The role of disturbances associated with fire and cattle grazing. *Australian Journal of Ecology*, 1997, (3): 298~306.
- [38] Hughes J W, Cass W B. Pattern and process of a floodplain forest. Vermont, USA: Predicted response of vegetation to perturbation. *Journal of Applied Ecology*, 1997, **4**(3): 594~612.
- [39] Naiman R J, Decamps H. The ecology of interfaces: Riparian zones. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1997, **28**: 621~658.
- [40] Ostfeld R S, Manson R H, Canham C D. Effects of rodents on survival of tree seeds and seedlings invading old fields. *Ecology*, 1997, **78**(5): 1531~1542.
- [41] Gonzalez A, Lawton J H, Gilbert F S, *et al.* Metapopulation dynamics, abundance, and distribution in a microecosystem. *Science*, 1998, **281**: 2045~2047.
- [42] Lindenmayer D B, Cunningham R B, Pope M L. A large-scale "experiment" to examine the effects of landscape context and habitat fragmentation on mammals. *Biological Conservation*, 1999, **88**: 387~403.
- [43] Delattre P, Sousa B D, Fichet-Calvet E, *et al.* Vole outbreaks in a landscape context: evidence from a six year study of *Microtus arvalis*. *Landscape ecology*, 1999, **14**: 401~412.
- [44] McDowell W H. Hurricanes, people, and riparian zones: controls on nutrient loss from forested Caribbean watershed. *Forest ecology and management*, 2001, **154**: 443~451.
- [45] Kotliar K B, Wiens J A. Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. *Oikos*, 1990, **59**: 253~260.
- [46] Dooley J L Jr, Bowers M A. Demographic responses to habitat fragmentation: experimental tests at the landscape and patch scale. *Ecology*, 1998, **79**(3): 969~980.
- [47] Wiens J A and Milne B T. Scaling of "landscape" in landscape ecology, or, landscape ecology from a beetle's perspective. *Landscape Ecology*, 1989, **3**: 87~96.
- [48] Odum H T. Trophic structure and productivity of Silver Springs, Florida. *Ecological Monographs*, 1957, **27**(1): 55~112.
- [49] Huffaker C B. Experimental studies on predation: dispersion factors and predator-prey oscillations. *Hilgardia*, 1958, **27**: 343~383.
- [50] Allen J. *Biosphere 2: The human experiment*. Penguin, 1991.
- [51] Fraser L H, Keddy P. The role of experimental microcosms in ecological research. *Tree*, 1997, **12**(12): 478~481.
- [52] Ims R A, Stenseth N C. 1989. Divided the fruitflies fall. *Nature*, 342: 21~22.
- [53] Lovejoy S, Schertzer D, Ladoy P. Fractal characteristics of inhomogeneous geophysical measuring networks. *Nature*, 1986, **319**: 43~44.
- [54] Wiens J A, Stenseth N C, Van Horne B. Ecological mechanisms and landscape ecology. *Oikos*, 1993, **66**: 369~380.
- [55] Bowers M A, Dooley J L Jr. A controlled, hierarchical study of habitat fragmentation: responses at the individual, patch, and landscape scale. *Landscape Ecology*, 1999, **14**: 381~389.
- [56] Wiens J A, Crist T O, With K A, Milne B T. Fractal patterns of insect movement in microlandscape mosaic. *Ecology*, 1995, **76**(20): 663~666.
- [57] Hargrove WW, Pickering J. Pseudoreplication: A sine qua non for regional ecology. *Landscape Ecology*, 1992, **6**: 251~258.

参考文献: 万方数据

- [8] 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.