

DOI: 10.5846/stxb201606011050

王红梅, 王堃. 景观生态界面边界判定与动态模拟研究进展. 生态学报, 2017, 37(17): 5905-5914.

Wang H M, Wang K. A review of edge detection and dynamic modeling of ecological boundaries. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(17): 5905-5914.

景观生态界面边界判定与动态模拟研究进展

王红梅¹, 王 堃^{2,*}

1 宁夏大学 农学院, 银川 750021

2 中国农业大学, 动物科技学院 北京 100094

摘要: 栖息地边界对景观结构和功能具深远影响, 既影响局部又作用于更大尺度区域的生态过程, 同时界面的动态特征通过反馈机制影响着不同种群、群落以及生态系统。因此, 在景观生态界面研究中, 界面尺度依赖性和时空动态性的定量化研究已成为模型和统计学者的研究热点。鉴于此, 通过介绍生态界面描述、界面监测及相关边界动态变化特征研究, 阐述统计学和数学方法在不同生态系统、生态过程及尺度下界面研究中的应用, 同时指出两者结合研究在生态界面定量的研究中仍面临着概念和方法上的挑战, 为进一步提高景观生态界面综合研究水平提供参考。

关键词: 界面动态; 边界测定; 边界效应; 模拟; 空间统计

A review of edge detection and dynamic modeling of ecological boundaries

WANG Hongmei¹, WANG Kun^{2,*}

1. College of Agriculture, Ningxia University, Yinchuan 750021, China

2. College of Animal Science and Technology, China Agricultural University, Beijing 100094, China

Abstract: Ecological boundary is defined a zone between contrasting habitat patches that delimits the spatial heterogeneity of a landscape, and ecological boundaries influencing ecological process across different scales and between a wide variety of habitats profoundly affect the structure and function of landscapes. Moreover, boundaries themselves are dynamic entities that affect diverse populations, communities, and ecosystems through feedback mechanisms between them. In particular, these issues of scale dependence and spatial-temporal dynamics are undergoing the considerable attention from modelers and statisticians who have been devoted to the quantitative study of ecological boundaries. In this article, the linkages between methods of delineating boundaries, monitoring boundary changes, and modeling edge-related dynamics are presented. In addition, the statistical and mathematical approaches to the study of ecological edges and boundaries are clarified for different ecosystems, ecological processes, and scales with the aim of improving the level of comprehensive research on ecological boundaries in fragment habitats. Further, the existing conceptual and methodological problems faced by statisticians and modelers are addressed in particular, while emphasizing on topics that would benefit from integrating boundary detection and dynamic modeling.

Key Words: boundary dynamics; edge detection; edge effects; modeling; spatial statistics

生态界面 (Ecological boundary) 作为景观镶嵌体结构和功能的组成成分, 是指过渡、接触、或者隔离两个有差别的镶嵌体元素之间的区域, 其通过控制生态流来反映景观镶嵌体中元素 (斑块) 之间的相互作用 (如动

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (31060325); 宁夏高等学校科研项目-优秀青年教师培育基金资助项目 (NGY2015054); 宁夏科技支撑计划资助项目 (2015 惠民计划)

收稿日期: 2016-06-01; **网络出版日期:** 2017-04-24

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wangkun6060@sina.com

物移动、物质流、能量流、和信息流)^[1-3],并且存在于不同栖息地内,不受系统或尺度限制,可应用于不同类型和尺度的生态系统。在过去几十年里生态界面问题研究一直备受关注,其概念也以不同术语出现,如边缘、交错带、界面层,梯度,渐变群,过渡带,交界面、边界和界面等^[4-16]。其中“edge”一词通常指明显的界面,而“boundary”一词指代两个存在差别的斑块(使得景观存在空间异质性)之间的地带,即生态界面^[2]。生态界面作为景观特性,具有多种结构特征(如:开放或关闭,不明显或显著,渐变或模糊,直线或弯曲),因此,“boundary”这一术语既指向明显又包含模糊、渐变的生态界面^[17]。Strayer 等学者通过起源和维持机制、空间结构、功能以及时间动态特征,概括生态界面的分类依据,在推动界面理论发展的同时,规范了生态界面研究(图1)^[17]。由于生态界面的边缘作用影响着通过景观中的物质交换和能量流动^[18],并为相邻生态系统间的生物提供生境或作为阻碍其移动的障碍物来发挥生态功能^[5,19],因此,近年来科学家们已从生态界面描述性研究转向其功能性研究^[11,20-21]

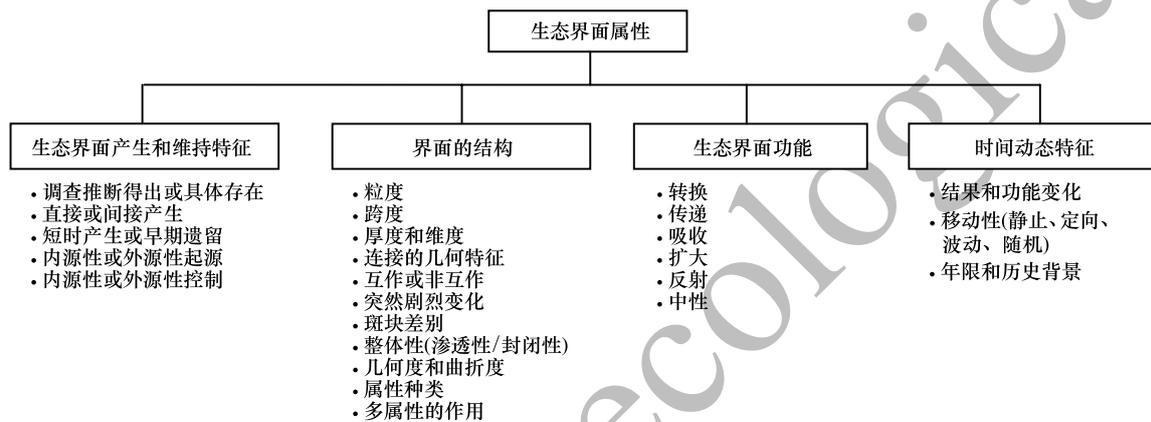


图1 生态界面属性特征^[17]

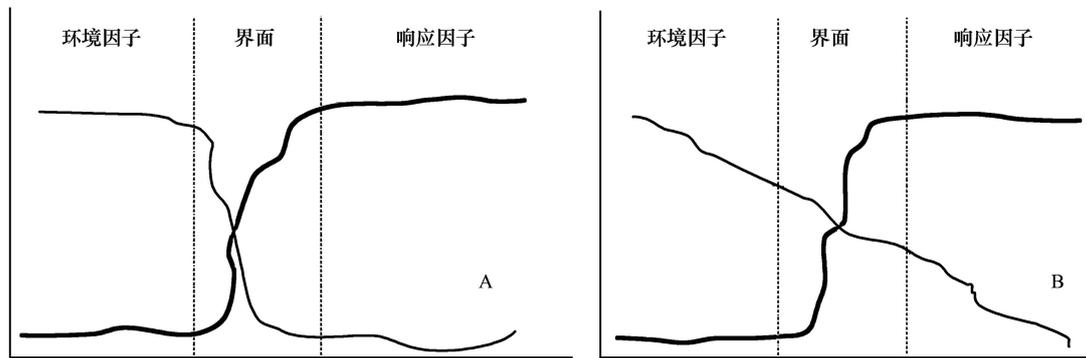
Fig.1 Attributes of ecological boundary^[17]

人类活动影响着生态界面的范围和类型,而界面本身又处于不断的动态变化中,因此,对生态界面认识存在以下两方面的内容:首先,界面不仅影响着局部过程而且对大范围产生作用,即影响着相连接斑块的结构以及斑块间生态过程,又对远离界面的斑块产生影响^[4,22];其次,界面本身为动态实体,即当界面在演替过程中结构发生改变时^[23],本身也具有时空动态变化的潜力^[24]。虽然生态界面的动态过程存在固有的复杂性,但其定量化研究对增强生态界面结构、功能和产生影响的理解和认知具有重要意义^[25]。

生态界面研究主要是以格局和过程为基础的研究^[21]。其中在定量研究中,生态界面格局和过程研究的区别在于:边缘结构的研究(例如,界面是如何产生景观格局的)依赖于边界检测方法,而界面功能的研究(例如,跨越界面的生态流是如何调节生态功能的),多采用动态模拟方法^[26]。目前,生态界面结构和功能的定量研究仍缺乏边界检测和功能动态模拟的结合研究^[27],而这样的结合研究对全面理解景观变化中的复杂问题具有重要实践意义^[28]。因此,本文通过介绍界面描述、界面动态检测以及模拟斑块间边缘动态的研究,来阐明数学、统计学和模拟方法在生态边缘检测与生态界面功能结合研究中的应用。

1 生态界面结构与功能的定量研究

在生态界面结构研究中,Risser把生态界面分成两大类:一是在物理环境中陡式梯度(急剧变化)产生的界面,二是对逐渐变化的环境梯度的非线性反应的界面(图2)^[8]。其中大部分的界面研究主要描述急剧梯度变化的格局和过程。虽然还有些生态界面未直观显现,但其表现为一种非线性的结果,即在环境因子变化的过程中,一旦达到阈值,就会产生明显种群、群落的变化,因此O'Neill等人将对环境梯度的反映为非线性方式的界面称为“亚稳定态”,即:界面生态特性只有在一定环境条件下保持稳定,这种亚稳态重要实践意义能够说明种群和群落的剧烈变化是景观发生较大变动的结果^[29]。

图2 环境变量的空间格局产生的生态界面^[8]Fig.2 Spatial pattern of environmental variables creating ecological boundaries^[8]

(A) 明显的环境变量梯度变化下的响应 steep gradient in the environment variable; (B) 渐变的环境梯度引起的非线性或阈值的响应 gradual environmental gradient causing either a threshold or nonlinear response

其中利用空间统计学对界面判定和检测有助于区别环境梯度急剧变化界面与亚稳定性界面。通常界面判定在统计学上主要是依赖于变量大幅度的改变(如:差异大的变量值)来定位界面^[30],而亚稳定生态界面变化和成因变量间常以非线性、不显著状态出现,在生态界面统计学研究中仍具挑战性(图2)。因此,对于亚稳定生态界面研究主要是以动态和模拟结合地统计学分析的界面判定,同时在进行统计学判定和数学模拟生态界面研究中,也要结合一些产生界面但又不维持该界面的因素作为条件因子开展研究。

在生态界面功能研究中,Forman 等人将生态界面的功能分为5类:栖息地、过滤带、通道、源、汇^[31]。如界面对生物和非生物渗透性研究,可以反映滤器功能^[18];在研究生物在界面移动时,则界面就可作为通道^[32-33]。虽然大多数动态模拟方法有助于了解界面是如何影响相连斑块的种群动态、群落结构、营养循环、生产力等其他相关生态特征^[34-35],但考虑到界面本身的动态性(如反馈机制改变界面位置和特征)时,该方法又不全面,特别是在气候和环境发生改变时,利用统计学方法测量界面、模拟方法监测界面抗性(抵抗能力)和弹性(恢复力)时,往往会削弱生态界面动态作用^[36]。因此,越来越多的统计和动态结合研究已成为生态界面核心研究领域。

2 判定生态界面尺度的重要性

生态界面可在任何空间和时间尺度上进行判定,不同尺度存在不同格局^[37]。所以对于界面的认知,随着尺度而发生改变^[2]。因此,根据研究目标必须选择合适的测量尺度^[37-38]。由于生态界面结构和功能相互依存,邻近斑块特征缺失则无法完整表现整个生态界面的特征。一般来讲生态界面效应的描述,分为过渡型、正效应、负效应,有学者认为过渡型是斑块间无相互作用的结果,而突变型(正、负效应)可能是邻近斑块作用的结果。生态因子在界面上的变化往往在大尺度上可能是突变型而在小尺度上变现为过渡类型,对于生态界面效应的过渡类型或是突然变化的描述则取决于观测尺度和模型的使用^[17]。

因此,在设计生态界面判定的采样区域时,要考虑与尺度(影响描述界面准确性和它们本身的特点)相关的两个方面问题,即研究区域的范围和采样单元的粒度^[17,38-39]。如为确保生态界面足够的信息采集(当界面是宽阔的,渐变的,错综复杂的,还有些界面是由火或昆虫产生),研究区域的范围应尽可能大,包括相邻的斑块及它们之间的界面部分。若研究区域范围太小,则无足够格局数据去说明界面定位;若范围过大(常指使用卫星影像的情况),多重生态过程对边缘判定产生影响,亦会减弱统计学界面判定的准确率。

但事实上,在边缘判定过程中,设计有效的采样方法非常困难。一个关键性问题就是大部分直接简单的方法(如系统采样在采样单元的标准空间距离上进行)不被用于界面判定,其原因是间隔大小和所研究系统特征的不匹配可能导致错误地界面判定和对界面特征的认知(如宽度和形状)。取而代之的是,在采样设计

时应该使用邻近采样单位,例如样带(一维)或栅格(二维),更利于对界面特征的判定和认知。特别是栅格数据非常具优势,它不仅包含邻近空间采样单元的大量信息,而且在界面判定时即可用到影像分割技术又可用其他统计学方法^[38-42]。

其中采样单元分辨率或粒度决定了界面定位时所用到的最小分辨率。在景观尺度上,使用遥感影像进行界面判定时,卫星和传感器的像素分辨率大小很大程度影响着采样单元大小^[38,42-43]。虽然像素分辨率可能非常符合所要研究的生态学过程,但像素分辨率错误匹配将会影响界面判定准确性。理想状况应为采样单元应足够大并包含更多信息,并非只有个体内容,而实际情况下,相对较小的信息量也可作为生态界面判定相关内容进行边缘判定的研究。

3 生态界面判定

3.1 生态界面判定技术及使用条件

生态界面属于空间位置定义,即在相邻位置变量的定量值差异最大处。由于生态界面具各种可能的结构特征(明显,逐渐过渡,开放,关闭,蜿蜒曲折,直线),因此,不同结构特征的生态界面应具不同的判定方法。目前界面判定方法已有所发展,其中包含大量数据类型和采样区域的方法研究(图3)^[40,44-47]

第一类判定方法为采样单元变量根据其相似性进行空间聚类(Spatial clustering)(如:斑块),产生出明显的生态界面^[24,30]。空间聚类具有以下优点:可用于定量、定性、单变量和多变量数据,可将研究区域分解为斑块水平(图3),但该方法主要缺点是只能划分出明显界面,而不能反映研究地的真实情况。对于不明显的自然

界面且斑块可能存在情况下,可利用模糊集建模(Fuzzy set modeling)进行界面判定,但使用该方法的主要问题是潜在的模糊状态函数是被主观定义的,只要这种函数稍有变动则会显著影响界面的判定^[30,48-49]。

第二类判定方法即分割法。该方法以相邻采样单元变量差异程度为基础,界面处于变化率最高点的位置^[30,38]。该方法可判定出明显或是渐进界面,其中变化率使用“Kernel 内核”来计算(即: $n \times n$ 窗口,如 2×2 或 3×3),这种核心判定法可以用绝对的差值或邻近的采样单元之间的一级衍生值(间接值)或二级衍生值来计算中心变化率^[50]。而该方法对邻近采样单元存在的局部噪声(Noise)非常敏感,所以用于斑块内人工界面的描述。其中局部出现的噪声可通过专门的统计方法和增加内核的大小来削弱(如 $5 \times 5, 7 \times 7$)^[50],而当这种噪声在局部和区域尺度上均存在的情况下,最有效的界面判定也将具等级特性,可利用类似的等级法(如“四叉树法 Quadtree”和“小波法 Wavelets”)通过改变核心区域大小来计算不同尺度上的界面。在对噪声具有较小的敏感度且利于获得被设定好斑块数量的界面进行定位时^[51],小波分析法“wavelets”技术在地理信息系统方面具更大的用途,因为该方法不会受噪声干扰且在界面判定时可灵活应用不同粒度进行判定。

当获得数据是定量且采样不规则时(如:随机、分层的、系统三角形的),常用的栅格分割法(Lattice wombling)不可用,可利用以三角取样点为基础的三角分割法“Trangulation wombling”,该方法将采样单元连接成三角形,通过所谓的“Delaunary”网络法获得取样单元的三联合^[24];当获得分类数据时,界面判定可用类别分割法(Categorical wombling)测定“不匹配”来确定两个相邻采样单元属不同分类^[24,30]。类别分割法在分析不同类数据时,当相邻样点的多变量出现不一致时,该方法比界面单变量分析时所采用的方法更具优势(如“内核法”和“小波分析法”),因此,结合多重变量是类别分割法的优点。然而,以上边界判定方法虽具灵活性(不同数据类型应用于不同统计方法),但仍存在两个主要的缺点:第一,由于界面判定是基于变量变化率大

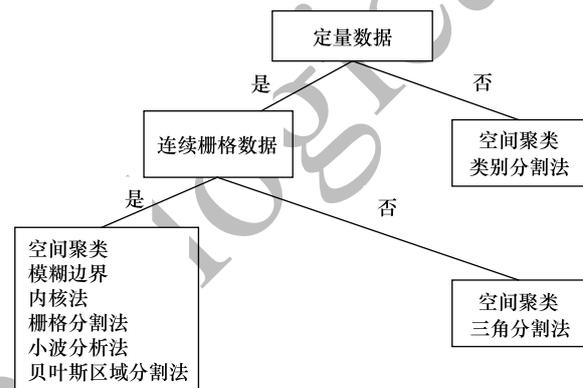


图3 根据数据类型进行统计学界面判定的方法流程图

Fig.3 Flow diagram classifying statistical boundaries according to data types

小,确定界面存在的阈值需要被界定,虽然研究者也在选择合适的阈值将研究区划分成不同的斑块,但这种阈值确定往往存在武断性^[24];第二,统计学上判定的界面有时并非比偶尔出现斑块间的差别更具实际意义,因此界面判定实际意义的探讨仍未得到足够的发展。而贝叶斯区域分割法(Bayesian areal wombling)利用贝叶斯分层模型满足界面研究中的面源数据的处理,Fitzpatrick 等人利用该方法进行入侵物种的生态界面分析和验证^[52-54]。其优点是 1)同时可进行同质面源数据的分析;2)并能够解释说明其空间结果及存在特征;3)较为客观说明判定研究界面存在的可能概率。

3.2 生态界面统计学验证

通常利用随机化检验来区别景观存在界面(即,空间的连贯性和相连程度,图 4a)与随机产生界面(在研究区域不连接,分散分布但具有较高变化率的位置,图 4b)。随机化过程检验(Randomization Significance tests)即是验证被观察的界面是否连贯或完全随机化的方法。但由于斑块内和跨越边缘的采样是空间独立的,且斑块内部空间结构和自相关性是生态过程的结果(即种子散播,土壤湿度),因此进行随机化界面检测需谨慎。虽然完全随机化过程可以产生小而孤立的界面(图 4b),但它的幅度常常比那些在原始数据中观察到的界面(图 4a)的数量要大,且完全的随机化过程彻底扰乱样点的空间结构,混乱观察数据,使得在斑块 A 的高值邻近的低值来自于斑块 B(图 4b)。因此,完全随机化过程不能准确反映数据的空间结构和潜在的生态学过程。所以,为了验证界面的意义,需得选择适宜的限定性随机化过程(对于采样点在一定程度上设置空间限制),并非每个斑块和界面的采样值重新改组,这样就保持了数据的空间结构和潜在的生态学过程^[55](图 4c)。

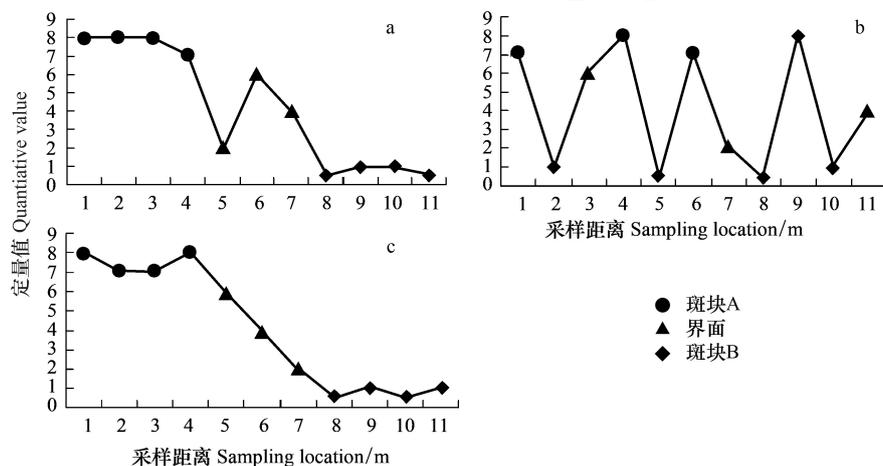


图 4 基于随机化的界面意义验证^[55]

Fig.4 Significance tests for boundary based on randomization^[55]

沿着斑块 A-界面-斑块 B 过程的样线观测值

3.3 生态界面位置和影响的监测

统计学意义上的生态界面被确定后,不同变量生态界面间特征可以用交迭统计学的方法分析(Overlap statistics),即提供两个生态界面间的定位方法^[30,55]。虽然离动态模拟所提供的原因为-结果分析技术还具差距,但交迭统计学可验证这样的问题:森林界面是否与水文界面相关?或在时间动态上,界面是否发生移动?目前用于界面的两种交迭统计学:(1)直接交迭法,可用于计算同一界面在相同位置上出现的次数;(2)最近距离统计学,可用于计算不同界面间的最小距离。限制性的随机验证也用于验证交迭统计学的实际意义^[55]。

在实际应用中,确认不同类型生态界面位置关系并非研究目的,而是验证其他变量对界面位置产生的效应,如:树苗密度、动物破坏行为。确定这种边缘效应的范围可用边界影响域的方法^[56-58],该方法是事前计算出一个参考的界面位置,(如森林中动物的破坏范围)然后在该参考基础上从界面逐步增加距离来研究变量是如何变化的。又如 Cadenasso 等人使用“Spline”函数分析法来决定通过界面空间中上同时出现非生物变量

的梯度^[59]。虽然统计学方法应用于生态界面判定,但不同界面空间同时出现的现象以及与这些界面之间的功能关系也逐步受到关注,目前界面判定研究已逐步涉及界面的动态模拟^[58,60]。

4 界面调节生态过程的动态模拟

基于生态界面生态过程复杂性和应用,将生态界面动态的模拟主要分为3类:(1)隐含空间模型和空间异质性研究,(2)主要集中于界面生态流以生态过程为基础的工程模型,(3)包含几何学分析的空间模型。还有其他空间模拟方法(如异质种群理论,生态位模型)用于界面功能的分析^[35]。以下主要是介绍界面效应及影响的模拟方法。

第一类模型指间接模拟空间分布上不明晰界面对生态过程影响的模型,如,简单斑块模型(Simple patch model)可假设生态界面上发生的生物体的迁入和迁出;而空间补充模型(Spatial subsidy model)可模拟连续的营养、物质或物种输入^[61-62]。该类模型模拟调节和控制生态流的界面影响是间接实现的;隐含空间模型忽略跨越界面的动态描述只利于斑块的空间异质性研究,因此,该方法在不将生态界面动态特征作为主要因素分析时具优势。

第二类模型则涉及清晰的生态界面空间特征,因此需详细的数学参数指代界面改变、修复以及对其他生态学过程(如,种子扩散,营养流)的影响。通常在小尺度上试图利用流体动力学类模型模拟跨越和接近界面生态流变化,如个体珊瑚点界面动态研究^[63]。但在较大尺度该类方法强调多过程的研究,如风力对生态界面结构影响^[64-66]和湍流对营养物质、种子、昆虫和风传播物质的影响的研究^[67]。因此,在较大研究尺度上,强调物理过程的工程学模型可进行界面维持景观异质性作用的研究。

第三类是用于栖息地的几何性和连接程度分析的空间模型。这类方法数据处理中要涉及一系列模型,既包括空间清晰种群模型(Spatially explicit population model, SEPMs)^[68]又包括偏微分模型(Partial differential equation models, PDEs)^[69]。根据这两个模型使用的途径不同,它们利用相反方法获得栖息地的几何特性。如,SEPMs可模拟动物在具有多斑块和界面的不同景观中移动和散布,常用于研究种群动态对景观结构的影响,即斑块分布、边缘和相邻栖息地在景观水平上的影响力。其缺点则是使用SEPMs时,分散参数的不确定性导致较高变动,使得对于种群的动态模拟预测减弱^[70]。

而偏微分方程PDE在界面研究中,通常将一个或多个斑块存在的几何特性、界面对扩散方式的影响以及相邻栖息地的异质性作为质量梯度指标进行分析^[20]。虽然PDE相对简单,但它已涉及到斑块结构和界面动态研究。因此,与特定系统或景观动态特征研究相比,PDE可处理各种空间问题,特别是在空间或几何因素对种群动态或种间关系影响分析上具优势,如,PDE模型可明确斑块的大小。该模型可确定物种固有的种群动态特性或来自其他物种(如捕食者)的影响域值^[71-72],即引起主要物种灭绝或组织它们形成扩张的生态阈值,亦可用于生态系统生态过程的斑块依赖性研究(如N素的固定和流失),其中关键斑块大小研究涉及多种空间控制的问题,“空间控制 Spatial control”是研究大尺度下景观异质性调控作用,如昆虫爆发阈值^[73]或关于物种、栖息地的维持^[74],而且该方法也可用于简单的斑块-界面的问题,如,Ludwig等人模拟斑块大小可控制昆虫爆发的空间传播^[75]。利用PDE模型分析界面影响时,斑块特性是固定的,而界面的本质特征(或界面的特征,是由于斑块与周围栖息地之间差异所造成的)是允许变化的,这一特点也已用于自然保护区和其他生物保护学方面的问题研究,如Cantrell等人研究说明病原体如何通过斑块、界面传播,其影响将决定局部主要种群的维持和灭绝^[71]。

在模拟生态界面动态各种理论方法研究中,除空间模糊模型,大多数模型无法处理界面时间变化、以及通过界面的生态学过程和界面本身变化间的反馈作用。因此在森林破碎化研究中,部分学者已开展界面随着时间动态变化研究^[64-66,76-78],但检测定位变化或界面特征,目前仍是界面统计学的主要研究领域,缺乏与之对应的模型方法,严重影响统计学和动态模型的结合研究。

如果相对生态过程而言生态界面变化缓慢,则可认为界面是静态的。但在特殊情况下,如森林边缘在砍

伐后能够相对迅速郁闭而减少界面的渗透性,对某些物种起到窗口作用,界面短期变化需清楚认知^[79]。但在一定条件下,由于斑块界面密闭率主要依靠植被类型和与边缘产生干扰,使得通过界面的幼芽可能在很长时间内保持很高的散播力;还有其他情况,如被砍伐区域集中在森林斑块内部,演替过程可能减小界面变化随时间产生的不利影响,而滞后效应的存在使得边缘砍伐随着时间而逐渐产生负面影响^[64-66,78]。另一种时间依赖性表现为界面位置随时间改变,如森林生态系统界面面积可能由森林内部种子的散播而扩张^[76,78]或树种的死亡而造成的斑块收缩而减小、结构不同于森林斑块的潮间带或海草床上仍有向外向内的界面移动^[80-81]。

以上涉及的边缘以单向变化为主。下面则是不同于以上两类时间依赖性情况,即根据日^[79]和季节^[75]变化而产生的界面结构及影响的变化。这类变化产生结果是将物种间作用或其他的生态过程集中于较短时间内,因此,生态过程的时间异质也如同样调控着景观空间异质性。但 PDE 模型通常在界面条件下忽略时间依赖性,如,虽然 PDE 的理论能够处理在斑块内部物种种群密度的时间问题,但所涉及到界面结构的单向和周期性的变化则需要新的界面变化条件下的种群维持机制理论来支持。同时,界面移动研究也需要扩大研究范围,包括非界面问题、生态学以外领域或物理学过程,如:冰块的融化,在三角洲地区海水向陆地的楔入等问题。虽然 PDE 模型在探索生态学问题仍需数学应用与发展,但是现在也可使用 SEPMs 模型和其他的一些模拟方法解决相关的问题,其中边缘的管道和过滤作用的验证,可以使用 SEPM-为基础的理论提供研究思路。

最后,由于世界范围内持续的景观破碎化,使得栖息地边缘的增长远远超过想像,引起与栖息地边缘调控生态过程(如疾病传播、物种形成、全球变暖等)相关的群落衰退,随之而产生的复杂的生态过程、景观生态界面的多样性等问题则需要生态学家找出强有力的方法和技术去研究其位置、移动以及产生的影响,因此,生态界面统计学判定、描述以及栖息地边缘动态模拟不仅有助于对各种时空尺度下的界面结构和功能的理解,而且也可进一步提高对景观生态界面格局和界面间复杂生态过程的认知。

参考文献 (References):

- [1] Wiens J A, Crawford C S, Gosz J R. Boundary dynamics: A conceptual framework for studying landscape ecosystems. *Oikos*, 1985, 45(3): 421-427.
- [2] Cadenasso M L, Pickett S T A, Weathers K C, Jones C G. A framework for a theory of ecological boundaries. *BioScience*, 2003, 53(8): 750-758.
- [3] Holway D A. Edge effects of an invasive species across a natural ecological boundary. *Biological Conservation*, 2005, 121(4): 561-567.
- [4] Cadenasso M L, Pickett S T A. Linking forest edge structure to edge function: Mediation of herbivore damage. *Journal of Ecology*, 2000, 88(1): 31-44.
- [5] Bolger D T. Spatial and temporal variation in the Argentine ant edge effect: Implications for the mechanism of edge limitation. *Biological Conservation*, 2007, 136(2): 295-305.
- [6] Curtis J T, McIntosh R P. An Upland Forest Continuum in the Prairie-Forest Border Region of Wisconsin. *Ecology*, 1951, 32(3): 476-496.
- [7] Maelfait J P, De Keer R. The border zone of an intensively grazed pasture as a corridor for spiders araneae. *Biological Conservation*, 1990, 54(3): 223-238.
- [8] Risser P G. The status of the science examining ecotones. *BioScience*, 1995, 45(5): 318-325.
- [9] Hoffmann W A, Lucatelli V M P C, Silva F J, Azevedo I N C, da S Marinho M, Albuquerque A M S, de O Lopes A, Moreira S P. Impact of the invasive alien grass *Melinis minutiflora* at the savanna-forest ecotone in the Brazilian Cerrado. *Diversity and Distributions*, 2004, 10(2): 99-103.
- [10] Peay K G, Kennedy P G, Davies S J, Tan S, Bruns T D. Potential link between plant and fungal distributions in a dipterocarp rainforest: community and phylogenetic structure of tropical ectomycorrhizal fungi across a plant and soil ecotone. *New Phytologist*, 2010, 185(2): 529-542.
- [11] Tarroso P, Pereira R J, Martínez-Freiría F, Godinho R, Brito J C. Hybridization at an ecotone: ecological and genetic barriers between three Iberian vipers. *Molecular Ecology*, 2014, 23(5): 1108-1123.
- [12] Craig M D, Stokes V L, Hardy G E S, Hobbs R J. Edge effects across boundaries between natural and restored jarrah (*Eucalyptus marginata*) forests in south-western Australia. *Austral Ecology*, 2015, 40(2): 186-197.
- [13] 高洪文. 生态交错带 (Ecotone) 理论研究进展. *生态学杂志*, 1994, 13(1): 32-38.
- [14] 王庆锁, 冯宗炜, 罗菊春. 生态交错带与生态流. *生态学杂志*, 1997, 16(6): 52-58, 66-66.
- [15] 常学礼, 赵爱芬, 李胜功. 生态脆弱带的尺度与等级特征. *中国沙漠*, 1999, 19(2): 115-119.
- [16] 朱芬萌, 安树青, 关保华, 刘玉虹, 周长芳, 王中生. 生态交错带及其研究进展. *生态学报*, 2007, 27(7): 3032-3042.

- [17] Strayer D L, Power M E, Fagan W F, Pickett S T A, Belnap J. A classification of ecological boundaries. *Bioscience*, 2003, 53(8): 723-729.
- [18] Wiens J A. Ecological flows across landscape boundaries: A conceptual overview // Hansen A J, di Castri F, eds. *Landscape Boundaries: Consequences for Biotic Diversity and Ecological Flows*. New York: Springer, 1992: 217-235.
- [19] Woodroffe R, Ginsberg J R. Edge effects and the extinction of populations inside protected areas. *Science*, 1998, 280(5372): 2126-2128.
- [20] Fagan W F, Cantrell R S, Cosner C. How habitat edges change species interactions. *American Naturalist*, 1999, 153(2): 165-182.
- [21] Laurance W F, Didham R K, Power M E. Ecological boundaries: a search for synthesis. *Trends in Ecology & Evolution*, 2001, 16(2): 70-71.
- [22] Saunders S C, Chen J Q, Drummer T D, Crow T R. Modeling temperature gradients across edges over time in a managed landscape. *Forest Ecology and Management*, 1999, 117(1/3): 17-31.
- [23] Matlack G R. Vegetation dynamics of the forest edge--trends in space and successional time. *Journal of Ecology*, 1994, 82(1): 113-123.
- [24] Fortin M J, Drapeau P. Delineation of ecological boundaries: Comparison of approaches and significance tests. *Oikos*, 1995, 72(3): 323-332.
- [25] Hoffmann W A, Geiger E L, Gotsch S G, Rossatto D R, Silva L C R, Lau O L, Haridasan M, Franco A C. Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: how plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. *Ecology Letters*, 2012, 15(7): 759-768.
- [26] Fagan W F, Fortin M J, Soykan C. Integrating edge detection and dynamic modeling in quantitative analyses of ecological boundaries. *BioScience*, 2003, 53(8): 730-738.
- [27] Ries L, Fletcher Jr R J, Battin J, Sisk T D. Ecological Responses to Habitat edges: Mechanisms, Models, and Variability Explained. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2004, 35: 491-522.
- [28] Schneider R R, Stelfox J B, Boutin S, Wasel S. Managing the cumulative impacts of land uses in the western Canadian sedimentary basin: A modeling approach. *Conservation Ecology*, 2003, 7(1): 8-11.
- [29] O'Neill R V, Johnson A R, King A W. A hierarchical framework for the analysis of scale. *Landscape Ecology*, 1989, 3(3/4): 193-205.
- [30] Jacquez G M, Maruca S, Fortin M J. From fields to objects: A review of geographic boundary analysis. *Journal of Geographical systems*, 2000, 2(3): 221-241.
- [31] Forman R T T. *Land Mosaics: The Ecology of Landscapes and Regions*. Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press, 1995.
- [32] Bider J R. Animal activity in uncontrolled terrestrial communities as determined by a sand transect technique. *Ecological Monographs*, 1968, 38(4): 269-308.
- [33] Møller A P. Nest site selection across field-woodland ecotones: the effect of nest predation. *Oikos*, 1989, 56(2): 240-246.
- [34] Glor R E, Warren D. Testing ecological explanations for biogeographic boundaries. *Evolution*, 2011, 65(3): 673-683.
- [35] Catullo R A, Lanfear R, Doughty P, Keogh J S. The biogeographical boundaries of northern Australia: evidence from ecological niche models and a multi-locus phylogeny of *Uperoleia* toadlets (Anura: Myobatrachidae). *Journal of Biogeography*, 2014, 41(4): 659-672.
- [36] Hansen A J, Risser P G, di Castri F. Epilogue: Biodiversity and ecological flows across ecotones // Hansen A J, di Castri F, eds. *Landscape Boundaries: Consequences for Biotic Diversity and Ecological Flows*. New York: Springer, 1992: 423-438.
- [37] Gosz J R. Ecotone hierarchies. *Ecological Applications*, 1993, 3(3): 369-376.
- [38] Fortin M J, Olson R J, Ferson S, Iverson L, Hunsaker C, Edwards G, Levine D, Butera K, Klemas V. Issues related to the detection of boundaries. *Landscape Ecology*, 2000, 15(5): 453-466.
- [39] 王红梅, 王堃, 米佳, 叶上游, 赵娜. 北方农牧交错带洁源农田——草地界面土壤水热空间特征. *生态学报*, 2009, 29(12): 6589-6599.
- [40] Esseen P A, Jansson K U, Nilsson M. Forest edge quantification by line intersect sampling in aerial photographs. *Forest Ecology and Management*, 2006, 230(1/3): 32-42.
- [41] 牛文元. 生态环境脆弱带 ECOTONE 的基础判定. *生态学报*, 1989, 9(2): 97-105.
- [42] 李丽光, 何兴元, 李秀珍, 问青春. 岷江上游花椒地/林地边界土壤水分影响域的定量判定. *应用生态学报*, 2006, 17(11): 2011-2015.
- [43] 杨兆平, 常禹, 杨孟, 胡远满, 布仁仓, 何兴元. 岷江上游干旱河谷景观边界动态及其影响域. *应用生态学报*, 2007, 18(9): 1972-1976.
- [44] 问青春, 李秀珍, 贺红土, 李丽光, 常禹, 何兴元, 杨兆平. 岷江上游林农边界效应对植被生物量的影响. *中山大学学报: 自然科学版*, 2007, 46(2): 87-91.
- [45] 欧晓昆, 柳小康, 张志明, 王文礼, 施雯, 冯欣. 生态交错带宽度判定及其影响因子研究进展. *生态科学*, 2011, 30(1): 88-96.
- [46] Kleinn C, Kändler G, Schnell S. Estimating forest edge length from forest inventory sample data. *Canadian Journal of Forest Research*, 2011, 41(1): 1-10.
- [47] Jansson K U, Nilsson M, Esseen P A. Length and classification of natural and created forest edges in boreal landscapes throughout northern Sweden. *Forest Ecology and Management*, 2011, 262(3): 461-469.
- [48] Leung Y. On the imprecision of boundaries. *Geographical Analysis*, 1987, 19(2): 125-151.
- [49] Burrough P A, Frank Z. *Geographic Objects with Indeterminate Boundaries*. London: CRC Press, 1996.
- [50] Lillesand T, Kiefer R W. *Remote Sensing and Image Interpretation*. 3rd ed. New York: John Wiley and Sons, Inc, 1994.

- [51] Scillag F, Boots B, Fortin M J, Lowell K, Potvin F. Multiscale characterization of boundaries and landscape ecological patterns. *Geomata*, 2001, 55(4):509-522.
- [52] Nally R M. Ecological boundary detection using Carlin-Chib Bayesian model selection. *Diversity and Distributions*, 2005, 11(6): 499-508.
- [53] Lu H L, Carlin B P. Bayesian areal wombling for geographical boundary analysis. *Geographical Analysis*, 2005, 37(3): 265-285.
- [54] Fitzpatrick M C, Preisser E L, Porter A, Elkinton J, Waller L A, Carlin B P, Ellison A M. Ecological boundary detection using Bayesian areal wombling. *Ecology*, 2010, 91(12): 3448-3455.
- [55] Fortin M J, Drapeau P, Jacquez G M. Statistics to assess spatial relationships between ecological boundaries. *Oikos*, 1996, 77: 51-60.
- [56] Harper K A, Macdonald S E. Structure and composition of riparian boreal forest: New methods for analyzing edge influence. *Ecology*, 2001, 82(3): 649-659.
- [57] Zheng D L, Chen J Q. Edge effects in fragmented landscapes: a generic model for delineating area of edge influences (D-AEI). *Ecological Modelling*, 2000, 132(3): 175-190.
- [58] Harper K A, Macdonald S E, Burton P J, Chen J Q, Brosofske K D, Saunders S C, Euskirchen E S, Roberts D, Jaiteh M S, Esseen P A. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conservation Biology*, 2005, 19(3): 768-782.
- [59] Cadenasso M L, Traynor M M, Pickett S T. Functional location of forest edges: Gradients of multiple physical factors. *Canadian Journal of Forest Research*, 1997, 27(5): 774-782.
- [60] Harper K A, Macdonald S E, Mayerhofer M S, Biswas S R, Esseen P A, Hylander K, Stewart K J, Mallik A U, Drapeau P, Jonsson B G, Lesieur D, Bergeron Y. Edge influence on vegetation at natural and anthropogenic edges of boreal forests in Canada and Fennoscandia. *Journal of Ecology*, 2015, 103(3): 550-562.
- [61] Huxel G R, McCann K. Food web stability: The influence of trophic flows across habitats. *The American Naturalist*, 1998, 152(3): 460-469.
- [62] Holdo R M, Holt R D, Coughenour M B, Ritchie M E. Plant productivity and soil nitrogen as a function of grazing, migration and fire in an African savanna. *Journal of Ecology*, 2007, 95(1): 115-128.
- [63] Thomas F I M, Atkinson M J. Ammonia uptake by coral reefs: Effects of water velocity and surface roughness on mass transfer. *Limnology and Oceanography*, 1997, 42: 81-88.
- [64] Laurance W F, Curran T J. Impacts of wind disturbance on fragmented tropical forests: A review and synthesis. *Austral Ecology*, 2008, 33(4): 399-408.
- [65] Laurance W F, Nascimento H E M, Laurance S G, Andrade A, Ribeiro J E L S, Giraldo J P, Lovejoy T E, Condit R, Chave J, Harms K E, D'Angelo S. Rapid decay of tree-community composition in Amazonian forest fragments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2006, 103(50): 19010-19014.
- [66] Laurance W F, Useche D C, Rendeiro J, Kalka M, Bradshaw C J A, Sloan S P, Laurance S G, Campbell M, Abernethy K, Alvarez P, Arroyo-Rodriguez V, Ashton P, Benítez-Malvido J, Blom A, Bobo K S, Cannon C H, Cao M, Carroll R, Chapman C, Coates R, Cords M, Danielsen F, De Dijn B, Dinerstein E, Donnelly M A, Edwards D, Edwards F, Farwig N, Fashing P, Forget P M, Foster M, Gale G, Harris D, Harrison R, Hart J, Karpanty S, Kress W J, Krishnaswamy J, Logsdon W, Lovett J, Magnusson W, Maisels F, Marshall A R, McClearn D, Mudappa D, Nielsen M R, Pearson R, Pitman N, van der Ploeg J, Plumptre A, Poulsen J, Quesada M, Rainey H, Robinson D, Roetgers C, Rovero F, Scatena F, Schulze C, Sheil D, Struhsaker T, Terborgh J, Thomas D, Timm R, Urbina-Cardona J N, Vasudevan K, Wright S J, Arias-G J C, Arroyo L, Ashton M, Auzel P, Babaasa D, Babweteera F, Baker P, Banki O, Bass M, Bila-Isia I, Blake S, Brockelman W, Brokaw N, Brühl C A, Bunyavechewin S, Chao J T, Chave J, Chellam R, Clark C J, Clavijo J, Congdon R, Corlett R, Dattaraja H S, Dave C, Davies G, Beisiegel Bde M, da Silva Rde N, Di Fiore A, Diesmos A, Dirzo R, Doran-Sheehy D, Eaton M, Emmons L, Estrada A, Ewango C, Fedigan L, Feer F, Fruth B, Willis J G, Goodale U, Goodman S, Guix J C, Guthiga P, Haber W, Hamer K, Herbing I, Hill J, Huang Z, Sun I F, Ickes K, Itoh A, Ivanauskas N, Jackes B, Janovec J, Janzen D, Jiangming M, Jin C, Jones T, Justiniano H, Kalko E, Kasangaki A, Killeen T, King H B, Klop E, Knott C, Koné I, Kudavidanage E, Ribeiro J L D S, Lattke J, Laval R, Lawton R, Leal M, Leighton M, Lentino M, Leonel C, Lindsell J, Ling-Ling L, Linsenmair K E, Losos E, Lugo A, Lwanga J, Mack A L, Martins M, McGraw W S, McNab R, Montag L, Thompson J M, Nabe-Nielsen J, Nakagawa M, Nepal S, Norconk M, Novotny V, O'Donnell S, Opiang M, Ouboter P, Parker K, Parthasarathy N, Pisciotta K, Prawiradilaga D, Pringle C, Rajathurai S, Reichard U, Reinartz G, Renton K, Reynolds G, Reynolds V, Riley E, Rödel M O, Rothman J, Round P, Sakai S, Sanaïotti T, Savini T, Schaab G, Seidensticker J, Siaka A, Silman M R, Smith T B, de Almeida S S, Sodhi N, Stanford C, Stewart K, Stokes E, Stoner K E, Sukumar R, Surbeck M, Tobler M, Tschamtk T, Turkalo A, Umapathy G, van Weerd M, Rivera J V, Venkataraman M, Venn L, Verec C, de Castillo C V, Waltert M, Wang B, Watts D, Weber W, West P, Whitacre D, Whitney K, Wilkie D, Williams S, Wright DD, Wright P, Xiankai L, Yonzon P, Zamzani F. Averting biodiversity collapse in tropical forest protected areas. *Nature*, 2012, 489(7415): 290-294.
- [67] Weather K C, Cadenasso M L, Pickett S T A. Forest edges as nutrient and pollutant concentrators: Potential synergism between fragmentation,

- forest canopies, and the atmosphere. *Conservation Biology*, 2001, 15(6): 1506-1514.
- [68] Dunning J B Jr, Stewart D J, Danielson B J, Noon B R, Root T L, Lamberson R H, Stevens E E. Spatially explicit population models: current forms and future uses. *Ecological Application*, 1995, 5(1): 3-11
- [69] Holmes E E, Lewis M A, Banks J E, Veit R R. Partial differential equations in ecology: Spatial interactions and population dynamics. *Ecology*, 1994, 75(1): 17-29.
- [70] Wennergren U, Ruckelshaus M, Kareiva P. The promise and limitations of spatial models in conservation biology. *Oikos*, 1995, 74(3): 349-356.
- [71] Cantrell R S, Cosner C, Faganantrell W F. Brucellosis, botflies, and brainworms; the impact of edge habitats on pathogen transmission and species extinction. *Journal of Mathematical Biology*, 2001, 42(2): 95-119.
- [72] Ewers R M, Didham R K. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Review*, 2006, 81(1): 117-142.
- [73] Settle W H, Ariawan H, Astuti E T, Cahyana W, Hakim A L, Hindayana D, Sri Lestari A, Pajarningsih. Managing tropical rice pests through conservation of generalist natural enemies and alternative prey. *Ecology*, 1996, 77(7): 1975-1988.
- [74] Cissel J H, Swanson F J, Weisberg P J. Landscape management using historical fire regimes: blue River. *Ecological Applications*, 1999, 9(4): 1217-1231.
- [75] Ludwig D, Jones D D, Holling C S. Qualitative analysis of insect outbreak systems: The spruce budworm and forest. *Journal of Animal Ecology*, 1978, 47(1): 315-332.
- [76] Hart R A, Forman R T T. Boundary form effects on woody colonization of reclaimed surface mines. *Ecology*, 1989, 70(5): 1252-1260.
- [77] Cummings J R, Vessey S H. Agricultural influences on movement patterns of white-footed mice (*Peromyscus leucopus*). *The American Midland Naturalist*, 1994, 132(2): 209-218.
- [78] Laurance W F, Laurance S G, Ferreira LV, Rankin-de Merona J M, Gascon C, Lovejoy T E. Biomass collapse in Amazonian forest fragments. *Science*, 1997, 278(5340): 1117-1118.
- [79] Williams-Linera G. Origin and early development of forest edge vegetation in panama. *Biotropica*, 1990, 22(3): 235-241.
- [80] Paine R T, Levin S A. Intertidal landscapes: Disturbance and the dynamics of pattern. *Ecological Monographs*, 1981, 51(2): 145-178.
- [81] Jensen S, Bell S. Seagrass growth and patch dynamics: cross-scale morphological plasticity. *Plant Ecology*, 2001, 155(2): 201-217.