基于空间分析的保护生物学研究

江 洪^{1 2} 马克平³ 张艳丽⁴ 朱春全⁵ James R. STRITTHOLT¹

(1 保护生物研究所, 俄勒冈州卡瓦里斯, 美国 97333) (2 南京大学国际地球系统科学研究所, 南京 210093)

(3 中国科学院植物研究所植被数量生态学重点实验室, 北京 100093)

(4 俄勒冈州立大学, 美国 97333) (5 世界自然基金会中国项目处, 北京 100006)

摘 要 保护生物学家和生态学家早就认识到只有准确地辨识保护对象的空间位置、范围、及其相邻的关系(例如边缘)和连接度, 以及依存的地形和气候等生境条件, 才能发现生物种群和生境在空间的扩散与收缩、增长与灭绝的动态, 揭示分布的格局, 从而系统、全面地了解保护对象和生境的存在状态、破碎程度和变化趋势, 进行有效的自然保护。得益于新兴的空间分析技术, 保护生物学自 20 世纪 90 年代以来取得了很大的进步。基于空间分析的保护生物学研究是最近 10 年左右大力发展的新保护生物学的重要基础。该文结合作者的研究工作, 综述了基于空间分析的保护生物学项目, 探讨了保护生物学发展历史、主要研究方法与应用、以及今后的可能发展趋势。在生物多样性的丰度和分布的空间解释部分, 通过综述世界保护监测中心的图解全球生物多样性的工作, 如国家尺度的生物多样性水平、植物多样性的分布中心和维管束植物科的多样性等的空间分布, 介绍了 Dobson 等图示美国主要濒危植物、鸟类、鱼类和软体动物等 4 个主要类群在县(County)为基本空间单位上分布的空间格局, 讨论了生物多样性空间解释的意义。在第二部分用世界资源研究所的全球森林监测(Global forest watch)项目, 美国的国家保护缺失区分析(GAP analysis)项目, 美国林务局的无路自然区域(Roadless area)保护项目和加拿大自然审计(Nature audit)项目, 以及北美和东亚生物多样性空间分布的比较分析和生物入侵的空间分析等具体实例来说明生物多样性空间分布变化比较分析方法的应用。过去 20 年来, 面向空间格局的生态学和保护生物学研究得到了快速的发展, 特别是空间格局的描述、由地统计演变而成的空间统计、地理信息系统、基于个体(或栅格)的空间解释模拟模型、基于斑块(Patch)的种群理论及其发展(如复合种群理论、源-汇模型等)等。在第三部分, 以美国森林破碎度空间格局分析和美国太平洋西北演替后期森林的空间格局分析为例, 介绍了空间格局分析在保护生物学中的应用。同时介绍了澳大利亚保护生态学家 Lindenmayer 和美国著名景观生态学家 Franklin 2002 年提出的模板(Matrix)保护理论, 把保护的眼光不局限在面积不多而且分散的保护区中, 应注意景观模板和保护区相邻的原生区域的综合保护, 这样将大大扩展保护的面积, 并且平衡保护与发展的关系。最后, 介绍了在保护生物学中已有一定应用的空间模型和模拟, 包括了空间解释模型(Spatial explicit model)、基于过程(Process-based)的空间模拟模型、面向代理(Agent-based)的空间适应模拟模型(SWAM)以及与此有关的动态全球植被模型(DGVM)。通过上面的讨论和综述, 预测一个新的保护生物学的分支: 空间保护生物学, 已经逐渐成熟问世, 这门基于现代信息技术和空间技术的新学科已经而且还将为全球生物多样性的研究和保育作出重大的贡献。

关键词 空间分析 保护生物学 生物多样性 空间格局 空间模拟 空间统计

CONSERVATION BIOLOGY BASED ON THE SPATIAL ANALYSIS

JIANG Hong^{1 2} MA Ke-Ping³ ZHANG Yan-Li⁴ ZHU Chun-Quan⁵ and James R. STRITTHOLT¹

(1 Conservation Biology Institute, Corvallis, Oregon 97333, USA)

(2 International Institute of Earth System Science, Nanjing University, Nanjing 210093, China)

(3 Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

(4 Department of Forest Science, Oregon State University, Corvallis, Oregon, 97333, USA)

(5 WWF-China, Beijing 100006, China)

Abstract The use of spatial analysis in conservation biology as a research tool has grown tremendously over the past decade and a half. Although conservation biologists and ecologists have recognized the potential of spatial information for informing conservation biology and policy for a long time, such as for studying changes

收稿日期: 2003-07-21 接受日期: 2004-02-13

基金项目: 中国科学院知识创新工程重大项目(KZCX1-10-05)

本文的工作曾得到世界自然基金会美国、加拿大和中国分会(WWF-USA, WWF-Canada, WWF-China)、美国农业部(USDA)、美国航空航天局(NASA)、美国林务局(Forest Service-USA)、阿兰德(Paul G. Allard)基金会和帕卡德(David Packard)基金会等的支持, Noss 和 DellaSala 博士提供帮助和建议, 特致谢意

E-mail: hongjiang@consbio.org

and trends in populations and habitats, it has been only recently that spatial analysis has been incorporated into most conservation biology studies. Since the 1990s, conservation biology has developed quickly by the application of spatial analysis technologies. In this paper, we review the history, methodologies and applications of this tool, and the potential for growth and other applications by using some projects and works in which the authors were involved as examples.

First, we discussed the use of spatially explicit data on biodiversity and its distribution, and the significance of using spatially explicit methods in conservation biology was summarized. We presented patterns of biodiversity at the global scale and country level, and discussed plant diversity centers and vascular plant family diversity as monitored by the World Conservation Monitor Center (WCMC). We also discussed the spatial distribution of four groups (plant, birds, fishes and molluscs) of endangered species in the United States. Mapping the spatial distribution of biodiversity is a useful comparative tool for analyzing the patterns, magnitude and extent of biodiversity, changes in spatial distributions at different temporal scales, understanding the relationships between populations and habitats, and for conservation by spatial overlap analysis as in GAP analysis. Second, we reviewed various conservation projects including Global Forest Watch of World Resource Institute, National GAP Analysis of United States, Roadless Area of Forest Service-USA, and Nature Audit of Canada. Also, some examples from the literature were used, such as a comparative study of plant diversity richness between East Asia and North America and the spatial analysis of biological invasions. The spatial analysis of patterns of biodiversity and habitats were discussed in the third part of this paper. During the last two decades, pattern-oriented ecology and conservation biology has made a lot progress, especially spatial pattern analyses, spatial statistics originating from geo-statistics, geographic information systems, spatially explicit model-based growth of individuals (grid), population theory based on patch analysis (e.g., metapopulations and source-sink models), and so on. The application of spatial pattern analysis in conservation biology was summarized by examining two conservation projects: the forest fragmentation analysis of the USA and late seral forests spatial pattern analysis in the Pacific Northwest, USA. We also presented the theory of "Matrix conservation" by Lindenmayer and Franklin, "Conserving Forest Biodiversity, A Comprehensive Multiscaled Approach" (2002). We agree with the authors of this new initiative that extends conservation efforts beyond nature reserves to integrated conservation strategies that balance conservation and development at landscape or regional scales. Lastly, models that are used widely in conservation biology, the spatially explicit model, process-based spatial model, agent-based spatial adaptation model (SWAM) and Dynamics Global Vegetation Model (DGVM), were discussed. This new branch of conservation, spatial conservation biology, has matured as a new discipline that contains a lot of spatial and information technology and may make more contributions to the global biodiversity conservation.

Key words Spatial analysis, Conservation biology, Biodiversity, Spatial pattern, Spatial modeling, Spatial statistics

基于空间分析的保护生物学研究主要是源于两个方面的驱动。一个是对保护对象和生境的空间位置、范围和动态变化的强烈需求,另外一个是在基于系统保护的新保护生物学(New conservation biology)框架中,空间分析是一个必不可少的研究手段(Meffe & Carroll, 1996)。在保护生物学的研究和实践中,人们较早就发现没有空间分析就很难辨识如位置、范围、及其相邻的关系(例如边缘)和连接度,以及地形和气候等生境的空间条件,很难发现生物种群和生境在空间的扩散与收缩、增长与灭绝的动态,不能揭示分布的格局,因此不可能系统全面地了解保护对象及其生境的存在状态、破碎程度和变化趋势,因而不容易进行有效的自然保护(Rosenzweig, 1995; Lindenmayer & Franklin, 2002)。虽然自然保护已有较长的历史,可以追溯到很早的历史时期(钱迎倩等, 1995; Primack & Ji, 2001),但

是传统的自然保护侧重于对单个物种的保护,其保护的效果有限(Fiedler & Jain, 1992)。自 20 世纪 80 年代后期开始,一个强调对整个生态系统及其相应的全部生物组分与过程保护的“新”保护生物学逐渐兴起(Meffe & Carroll, 1996)。新保护生物学的兴起与发展和空间分析有着十分密切的关系(Lindenmayer & Franklin, 2002)。正是得益于空间分析的应用,保护生物学自从 20 世纪 90 年代以来取得了很大的进步(Meffe & Carroll, 1996)。受助于现代信息技术的飞速发展,空间分析的技术、方法和理论有了长足的进步。特别是高分辨率和多光谱的数字卫星遥感空间解译技术、地理信息系统空间分析技术、计算机空间模拟技术、源于地统计的空间统计方法、植根于复杂性分析的面向代理(Agent-based)的方法等在最近 20 年深入到了许多生物学和地学领域,使许多传统学科的研究与应用发生了很大的变化。本文

的目的是综述基于空间分析的保护生物学的研究项目,探讨其发展历史、主要研究方法与应用,以及今后的可能发展趋势,试图为开展这方面的工作起一定的促进作用。

1 生物多样性丰度(Biodiversity richness)和分布的空间解释

图解生物多样性丰度(Mapping biodiversity richness),包括物种和生态系统的丰度和空间分布在保护生物学中是一个十分重要而基础的议题。图解生物多样性的空间分布对于生物科学的研究和科学的决策都很重要(Bowker, 2000)。作为试图建设一个全球已知生物的综合空间数据库的项目“ SPECIES 2000 ”早在 1991 年就被 IUBS(International Union of Biological Sciences), CODATA(Committee on Data for Science and Technology) 和 IUMS(International Union of Microbiological Societies) 等大型国际组织提出(Bowker, 2000)。与此相似的是 NASA(National Aeronautics and Space Administration) 也提出了地球监测计划,其中包括了生物学过程的空间监测(Elichirigoity, 1999)。通过近 10 年的努力,全球性的大型生物多样性的空间数据库已经初具规模,其中比较有代表性的是设立在英国剑桥大学的世界保护监测中心(World Conservation Monitoring Centre, WCMC),它隶属于联合国环境规划署(UNEP),开展了大量全球生物多样性空间分布的研究工作,包括:生物圈、物种多样性、生物多样性的时间变化、人类活动对生物多样性的影响、陆地生物多样性、海洋生物多样性、淡水生物多样性、生物多样性对全球变化的响应等方面的全球空间数据库。虽然受制于数据来源和人力与物力资源,这些数据的精度和空间分辨率还有许多有待提高的地方,但是它们已为全球的生物多样性保护提供了一个坚实的科学基础和决策依据。图 1 表示了国家尺度的生物多样性水平、植物多样性的分布中心和维管植物科的多样性等的空间分布。这方面的工作还比较多,例如, Dobson 等(1997)报道了美国主要濒危生物的空间格局,分别表现了植物、鸟类、鱼类和软体动物等 4 个主要类群在县(County)为基本空间单位上的分布(图 2)。这些生物多样性和濒危生物的分布图为我们清晰地显示了其地理位置及其分布的梯度。

另外,比较经典的物种丰度和空间分布的工作,当推种-面积曲线和 MacAuthur 和 Willson (1967)提

出的岛屿生物地理学理论。种-面积曲线可以追溯到 1859 年英国生态学家 Watson 在英格兰的工作,他利用对数坐标巧妙地绘制了一条直线,表达了不同空间尺度(范围)物种丰度的分布(图 3)。MacAuthur 与 Willson 的岛屿生物地理学理论则从理论上阐明了物种-面积曲线的形成机制。由于新的物种的迁入和原有物种的灭绝,物种的数目在岛屿中存在动态平衡,当迁入和移出数量相等时,岛屿内的物种数量处于稳定状态(MacAuthur & Willson, 1967 ; 韩兴国, 1994 ; 邬建国, 2000)。岛屿生物地理学说虽然还存在许多争论,而且部分内容已被复合种群理论所更新(Hanski, 1999),但是,它为自然保护区的规划作出过许多重要的贡献。

2 生物多样性空间变化的比较分析

生物多样性空间分布变化的比较分析是一种直观有效的分析方法,可以用来比较不同地理区域间生物多样性的数量和空间分布特征,也可用来比较生物多样性的空间分布在不同时间尺度的变迁,或者是把不同的保护对象与生境进行叠加分析,找出保护对象与生境的关系,或保护区的缺失,以及分析濒危动植物的空间分布和变化趋势。我们用世界资源研究所的全球森林监测(Global forest watch)项目,美国的国家保护缺失区分析(GAP analysis)项目,美国林务局的无路自然区域(Roadless area)保护项目,加拿大自然审计(Nature audit)项目,北美和东亚生物多样性空间分布的比较分析和生物入侵的空间分析等具体实例来说明它的应用。

2.1 全球森林监测项目(Global forest watch)

森林生态系统是陆地生态系统的主体,是许多陆地生物的主要栖息地,同时也是遭人类活动破坏最严重的生态系统。由世界资源研究所主持的全球森林监测项目就是试图监测森林的空间变化和预测其未来的发展,并为生物多样性保护服务(<http://www.wri.com>)。全球森林监测项目主要由美国、加拿大、俄罗斯、欧洲和南美洲森林覆盖率相对较高的国家利用卫星遥感的方法监测森林的变化。为了保证数据的客观和准确,项目都由非政府的研究机构承担。现在开展的研究工作主要是历史森林、现实森林和无干扰原生森林的空间分布的比较分析(图 4)。美国保护生物研究所是该项目在美国的负责单位,研究区域覆盖了美国阿拉斯加和太平洋西北部区域。通过全球森林监测项目发现,由于人类

图 1 国家水平的生物多样性(A)、植物多样性的分布中心(B)和维管束植物科的多样性(C)等的空间分布
Fig.1 The spatial distribution of biodiversity at country level (A), plant diversity center (B) and vascular plant family diversity (C)

图 2 美国 4 个生物类群的濒危生物的空间分布(以县为单位)

Fig.2 The geographic distribution of four groups of endangered species in the United States

A: 植物 Plants B: 鸟类 Birds C: 鱼类 Fishes D: 软体动物 Molluscs (引自 Dobson *et al.*, 1997) The maps illustrate the number of listed species in each county. Alaska and Hawaii are shown in the bottom left-hand corner of the maps (not to scale) (after Dobson *et al.*, 1997)

图 3 图中所示种-面积曲线开始于英国物种最丰富的 Surrey 郡的一小块面积,直到覆盖全岛,它是世界上已知的最早描述生物多样性空间格局的实例(Rosenzweig, 1995)

Fig.3 This plant species-area curve begins with a bit of Britain's richest county, Surrey, and then build up to the whole island. It is the world's oldest known empirical example of a biodiversity pattern (after Rosenzweig, 1995)

活动的干扰,全球森林已经锐减,中纬度和热带的许多原生森林已经消失。除了巴西亚马逊流域的部分热带雨林,全球仅存的原生森林主要分布在高纬度的环极地北方森林区域。作为重点研究区域,该

项目运用高精度陆地资源卫星和空间分析(如缓冲区分析)的方法,评估了环极地原生森林的状态及其对生物多样性的影响(图 5)。原生森林对于许多植物、哺乳动物、鸟类、昆虫和真菌等具有极其重要的价值。原生森林的消失严重威胁生物多样性的分布和数量(Fiedler & Jain, 1992)。中国的原生森林已十分稀少,仅分布在西南山地和东北部分未开发的林区,亟待加以保护。

2.2 保护缺失区分析 (GAP analysis)

美国国家保护缺失区分析是一个综合的生物多样性空间分析的项目。它起源于著名鸟类保护生物学家 Michael J. Scott 20 世纪 80 年代在美国夏威夷研究濒危鸟类所发展出来的一套方法。他首先图解了各种鸟的空间分布,然后把这些空间分布图叠加在一起作分析,结果发现全岛只有不到 10% 的鸟类得到了保护(Scott *et al.*, 1993)。基于他的研究结果,美国自然保护协会和联邦州政府采取措施,对濒危程度较高的鸟类进行了有效的保护。应用 Scott 空间比较分析的研究方法和理论,美国国家地质调查局(USGS)建立了美国国家保护缺失区分析的大

图4 全球历史森林、现实森林和无干扰原生森林的空间分布(引自世界资源研究所主持的全球森林监测,2003)
Fig.4 Original forest extent (A), current forest cover (B) and remaining frontier forest (C) in the world
(after World Resource Institute, Global Forest Watch, 2003)

型研究计划。这个计划的目标是：1) 通过辨识保护缺失区以保证常见种的长期存在；2) 为公众和资源管理部门提供保护缺失区和生物多样性的信息；3) 强化这些信息在资源管理活动中的应用(<http://www.gap.uidaho.edu>)。保护缺失区分析需要 3 层基础空间数据：卫星遥感获取的现存植被空间分布、土地所有权分布图(包括私有土地、国有土地、各种保护区)和陆地脊椎动物分布图(由植被图和模型预测产生)(Jennings, 2000)。其分析的技术流程见图 6。保护缺失区分析已经在美国大部分州完成，

其理论和方法已逐步引入到其它许多国家(<http://www.gap.uidaho.edu>)。这是空间分析在保护生物学研究中的一个重要突破。而且值得提及的是，由保护缺失区分析项目产生的遥感现实植被分布图已成为了美国许多保护生物学和生态格局和过程研究的基础空间数据(Noss & Kranz, 2001)。根据保护缺失区分析的结果，世界野生生物基金会美国分部(WWF-USA)和美国保护生物研究所建立了定期更新的美国和加拿大保护面积空间数据库(Protected areas database, PAD)(DellaSala *et al.*, 2001)。

图5 全球森林监测项目评估的环极地原生森林的状态及其对生物多样性的影响 (引自世界资源研究所主持的全球森林监测, 2003)
Fig.5 The remained wildness boreal forests in the world (after World Resources Institute, Global Forest Watch, 2003)

图6 保护缺失区分析的空间数据流程
Fig.6 The spatial data flow chart of GAP analysis

据该数据库的统计, 美国和加拿大只有5.1%和6.5%的国土面积处于严格的自然保护状态(GAPI)。在美国, 保护面积比例最大的是阿拉斯加(35.3%), 最小的是东部各州(小于1%); 在加拿大, 保护面积比例最大的是不列颠-哥伦比亚省(11.0%), 最小的是纽芬兰省(1.6%)。美国和加拿大所覆盖的30个具有全球重要价值的生物多样性分布的WWF生态区中, 共有8.2%的土地面积被保护, 在这些保护面积中, 大部分(97%)面积小于一万公顷, 只有很小一部分(0.53%)大于十万公顷(图7)。

2.3 国家森林无路自然区域的保护(Roadless area)

自然保护区对于生物多样性的保护具有极其重要的意义。但是由于多种原因, 自然保护区的数量少, 面积小, 非常分散, 而且有些主要是为特定的物种保护而建立, 保护的作用受到限制(Meffe & Carroll, 1996)。在美国, 与许多国家公园和州保护区相比邻的是联邦所有的国家森林。相对于私有林地, 这些未保护的国家森林还有很大一部分尚处于原生状态, 没有遭到砍伐和破坏。如何利用这些原生状态的森林以增加生物多样性的保护面积, 缓

图7 世界野生生物基金会美国分部(WWF-USA)和美国保护生物研究所建立的定期更新的美国和加拿大保护面积空间数据库
Fig.7 Protected area database (PAD) of ecoregions in north America, WWF-USA and conservation biology institute, USA

解物种急剧消失的压力是美国保护生物学家思考的问题。自 1964 年以来，他们发起了在国家森林中保护原生状态的经调查的无路自然区域 (Inventoried roadless areas, IRAs)项目。经过 30 多年的不懈努力，1999 年 10 月，美国总统克林顿终于批准 IRAs 作为美国国家林务局正式的法规进入国家的保护区域 (DeVelice & Martin, 2001)。据研究的结果，在美国 83 个 WWF 生态区中，有 32 个生态区中的 IRAs 保护面积有 12%，在大约 462 个 IRA 保护区域中，小于 20 250 hm² 的区域有 295 个，大于 101 175 hm² 的区域有 45 个。显而易见，IRA 大大增加了原生森林的保护面积，从而加大了生物多样性保护的效果。另外，通过在全球生物多样性关键区域之一的温带雨林的克拉马斯 (Klamath-Siskiyou)生态区(位于北加利福尼亚和南俄勒冈州)的研究，Strittholt 和 DellaSala (2001) 发现在该生态区内无路自然区域的面积是原生自然区域 (自然保护区)的 2 倍，并且包含

了整个生态区 36% 的自然遗产成分、37% 已识别的生境类型、36% 的演替后期的森林、42% 对于水生生物多样性保护十分重要的集水区。

2.4 加拿大自然审计 (Nature audit, Canada)

生物多样性空间分布的时间序列分析是一个十分重要的领域。因为空间与时间是一个不可分割的整体。系统的空间行为总是在一定程度上与时间尺度相耦合 (常杰等, 2001)。选取多个时间断面研究系统空间特征的变化是一种有效可行的时空综合研究方法。生物多样性演变的时空组合特征，如演替 (中小时空尺度的变化)和进化 (大时空尺度的变化)都是空间分析在保护生物学研究中非常关键的课题。由 WWF-加拿大主持，美国保护生物研究所等单位参加的“加拿大自然审计”是一个非常具有代表性的利用生物多样性空间分布的时间序列作比较分析进行保护生物学研究的项目。该项目的主要分析思路是利用美国保护生物研究所根据大量历史

空间数据编制的 1 600 年左右欧洲移民前加拿大和相邻的美国北部各州的历史植被空间分布数据作为基线 (Baseline) (图 8), 研究 400 年来 (从 1600 ~ 2000 年), 由于人类活动和气候变化引起的生物多样性变迁及空间格局, 并预测未来 20 年左右 (2020 年) 由于经济活动加剧, 可能发生的进一步变化 (WWF-Canada, 2003)。该报告深入比较和分析了森林、草地、海洋、淡水生态系统, 以及鸟类、两栖类、海洋和淡水鱼类、蝴蝶、树木、K 对策与 r 对策物种的格局变迁, 分析了变化的原因及保护对策。

2.5 生物多样性空间分布的比较分析

生物多样性空间分布的比较分析是十分重要的领域, 通过这样的分析可以揭示不同地理区域在生物多样性上的差异, 及其与所处的气候和其它自然条件的关系。Qian 和 Ricklefs (2000) 作了北美和东

亚生物多样性空间分布格局比较研究的工作 (图 9)。他们发现与东亚植物多样性相似度较高的是北美东部而不是与东亚比邻的北美西部。而且在相似的环境条件下, 东亚温带植物属的种数大约是北美东部温带植物属内种数的二倍。因为在这两个地区的这些属是姐妹成对的关系, 在分离以前, 共享相似的适应历史和生态关系, 因此, 他们认为这是净多样化 (Net diversification) 的结果, 不是分类上的虚假臆象或生境抽样的结果。他们推断东亚温带区较高的地理异质性 (Geographical heterogeneity) 通过独自的特化过程为其创造了丰富的进化辐射的机会。

2.6 生物入侵的空间分析

生物入侵是影响生物多样性数量和组成的重要因素 (Hengeveld, 1989; Pimentel *et al.*, 2002)。据统计, 在美国的 42 000 种植物中, 外来种大约有

图 8 1 600 年左右欧洲移民前加拿大和相邻的美国北部各州的历史植被空间分布 (引自 Jiang & Stritholt, 2003)
Fig.8 The historical vegetation spatial pattern of pre-european settlement in Canada and adjacent Northern USA (after Jiang & Stritholt, 2003)

图9 东亚和北美维管束植物的不相邻属的地理空间分布(引自 Qian & Ricklefs, 2000)

Fig.9 Geographical distribution of disjunct genera of vascular plants in eastern Asia and north America (after Qian & Ricklefs, 2000)

25 000 种, 约占 59.5%; 134 644 种微生物中, 外来种有 20 000 种, 大约 15%; 英国的 27 515 种植物中, 外来种大约有 26 000 种, 大约 94.5%; 澳大利亚的 20 000 种植物中, 外来植物有 1 952 种, 大约 10% (Pimentel *et al.*, 2002)。由此可见, 外来种对生物多样性有巨大影响。对入侵生物的空间分布格局和动态的分析有助于深入研究其入侵速度、方向、条件和机理, 并预测其潜在的扩散趋势。在生态学中, 通常用扩散和迁移来表示物体在空间移动的距离和方向, 短距离和无方向的运动称为扩散, 长距离和有方向的运动称为迁移 (Hengeveld, 1989)。空间分析是辨识生物入侵扩散和迁移的主要工具。Davis (1981) 比较研究了云杉 (*Picea engelmannii*)、铁杉 (*Tsuga canadensis*)、山毛榉 (*Fagus grandifolia*) 和栗 (*Castanea dentata*) 在北美大陆于冰期后向北入侵的过程 (图 10)。图中通过空间比较分析可以发现不同植物具有不同的入侵扩散速度和方向。另外, 通过研究佛罗里达沙地松 (*Pinus contorta*) 向长叶松 (*Pinus palustris*) 45 年 (1949 ~ 1994) 入侵之空间格局的比较分析, McCay (2001) 发现从 1949 年到 1994 年, 在研究区域中大约有 44% 的长叶松的分布区域被沙地松入侵, 沙地松的入侵范围从原来的低海拔扩散到该区域的全部海拔梯度, 虽然它的最适宜生长条件在河岸地带。

3 生物多样性和生境的空间分布格局分析

过去 20 年来, 面向空间格局的生态学和保护生物学研究得到快速的发展 (Wiens, 1995; Tillman

& Kareiva, 1997), 特别是空间格局的描述 (McGarrigal & Marks, 1995; 陈吉泉, 1995; 李哈滨等, 1998) 由地统计演变而成的空间统计 (Turner *et al.*, 2001), 地理信息系统 (Aspinall, 1994), 基于个体 (或栅格) 的空间解释模拟模型 (Shugart, 1998), 基于斑块 (Patch) 的种群理论及其发展 (如复合种群理论, 源-汇模型等) (Hanski, 1999) 等。

3.1 生境破碎的空间分析及其在物种保护中的应用

生境的破碎严重影响生物多样性的保护, 破碎的生境容易导致稀有生物的灭绝已经是大家公认的事实 (蒋志刚等, 1999; 陈灵芝等, 2001,)。生境的破碎化将导致一系列的生物学后果: 1) 稀有生物绝灭的排除 (Elimination) 效应; 2) 栅栏 (Barrier) 和隔离 (Isolation) 效应; 3) 拥挤 (Crowding) 效应; 4) 局部和区域的灭绝效应; 5) 边缘 (Edge) 效应; 6) 物种组成变化效应 (Meffe & Carroll, 1996)。定量研究生境的空间格局与破碎程度和破碎过程是景观生态学的核心研究内容之一 (Forman, 2001; Turner *et al.*, 2001)。自从 20 世纪 80 年代以来, 一系列描述空间格局破碎的定量方法涌现出来, 促进了这方面的研究。其中比较突出的是两个方面, 一个是空间格局分析的统计指数, 包括描述格局破碎度的斑块指数 (平均斑块大小, 斑块数量, 最大斑块指数等); 表征斑块形状复杂性的指数 (如形状指数, 分形指数等), 度量内部面积的指数 (如内核面积, 平均内核面积指数等), 表示边缘的指数 (边缘长度, 边缘指数), 以及说明斑块间连接度的指数 (连接度, 平

图 10 云杉、铁杉、山毛榉和栗在北美大陆于冰期后向北入侵的过程 (引自 Davis , 1981)
Fig. 10 The invasion of spruce , hemlock , beech and chestnut post-glacier in north America (after Davis , 1981)

均邻近距离等)和揭示格局多样性的指数(Shannon 指数和 Simpson 指数)。这些指数的计算已被编入空间格局分析软件,例如 FRAGSTAT,促进了它们的广泛应用。在保护生物学实践中,这些指数或者它们的组合对于从空间定量分析生境的破碎度,帮助确定物种濒危的机制和指导制定保护对策发挥了很大的作用(McGarigal & Marks , 1995)。另外一个复合种群(Metapopulation)生物学理论,多种复合种群的格局模型,例如 Levins 模型,大陆-岛屿模型,斑块模型和混合模型等,以及描述种群空间扩散的源-汇学说,对于从生物学机理出发定性描述空间格局的形成和变化提供了很好的基础(Hanski , 1999 ; 邬建国, 2000 ; Turner *et al.* , 2001)。如何将定量的格局统计指标与定性的复合种群格局类型结合起来进行保护生物学的空间分析是需要进一步研究的方向。

美国保护生物学研究所的 Heilman 等(2002)利用空间格局分析的方法研究了美国大陆森林破碎的空间分布。在研究中,首先把森林分布区利用

TIGER 高速公路空间网络数据划分为小的土地管理单位(Land unit),然后,把航天遥感得到的现实森林分布空间数据分配到每一个土地管理单位作为景观格局分析的单元。对每一个单元作景观格局分析(FRAGSTAT),把分析结果取 5 个因子,每一个因子划分 5 个水平进行打分累计,0 分为最破碎,25 分为最不破碎,最后把每个土地管理单位的格局破碎得分值用地理信息系统图示出来,直观地表现了森林景观的破碎程度及其与道路密度的关系。从图 11 中可以发现,破碎度最低的是太平洋西北部,五大湖边的明尼苏达州,以及新英格兰地区的缅因州,五大湖南面,纽约州等地区破碎度高,其它森林地区破碎度一般。这一结果为大陆尺度的保护对策提供了空间格局分布的依据。

3.2 保护对象的空间分布格局的分析

空间格局的统计分析也逐渐应用到对保护对象的研究中,分析物种,或者生态系统的空间分布格局及其变化,并与保护生物学的实践相结合。这方面比较典型的是分析森林格局的变化,例如, Spies

图 11 美国大陆森林破碎的空间格局(引自美国保护生物学研究所的 Heilmann 等, 2002)
Fig. 11 The spatial pattern of forest fragmentation in continental USA (after Heilmann *et al.*, 2002)

等(1994)研究了美国俄勒冈州西部森林生态系统的格局变化, Turner 等(1996)研究了美国华盛顿州和北卡罗林纳州森林生态系统的格局及动态, Staus (2002)等研究了北加利福尼亚 20 年森林格局的动态及与人类活动的关系。我们应用空间格局的统计方法研究了美国太平洋西北部(PNW)具有重要保护意义的演替后期森林(Late seral forests, LSF)空间格局的变化及其与海拔梯度、土地所有权属、原生性的关系(图 12)。应用尺度的等级结构(Hierarchy structure), 将研究的尺度分为 3 个等级: 整个 PNW, 8 个不同的 WWF 生态区代表不同的环境条件, 在生态区中抽样研究了 10 个典型的景观(每个景观中包含有大致相同面积的原生森林、未保护的国家森林和未保护的私有林地), 研究了空间格局特征在 3 个等级尺度上的变化规律以及与人类干扰的关系。研究结果发现, 由于人类活动的长期压力, LSF 的破碎度在低海拔区高于中海拔区, 但是因为自然条件的分异, 高海拔的破碎度也高于中海拔; 同时发现不同空间尺度的分析结果有较大的差异, 例如, 由于自然保护区分布比较分散, 而且大都分布在较高海拔区。整个 PNW 的 LSF 空间格局显示保护区的平均斑块面积与非保护区相比偏小, 空间的隔离程度较高; 但生态区尺度, 特别是景观尺度则相

反, 保护面积的斑块面积大, 空间连接度高。通过比较研究, 发现了格局在不同干扰条件下的变化速率, 并发现可以根据这些速率重建 LSF 历史空间格局, 预测未来变化的趋势, 从而为这些重要的老森林的保护提供科学依据。

英国保护生物学家 Lee 和 Eversham (2000) 利用遥感获取的植被空间分布图与景观格局特征研究了空间格局指数与物种丰度的关系, 建立了回归的经验模型。他们发现, 景观格局的边缘长度(Total edge)与物种丰度的相关指数可以达到 0.694 8, 平均斑块大小与物种丰度可以达到 0.550 6, 而斑块数量和景观中类型面积的百分比则与物种丰度呈负相关, 相关系数分别为 -0.362 2 和 -0.169 1。可以预见, 利用空间分析的方法间接地估计大尺度生物多样性的分布将是未来的一个重要研究方向。

3.3 模板(Matrix)保护理论

景观生态学中通常区分了斑块(Patch), 廊道(Corridor), 网络(Network)和模板(Matrix)等不同的组分(邬建国, 2000; Forman, 2001, Turner *et al.*, 2001)。过去的许多研究侧重于在斑块的尺度上研究其分布、大小、破碎、连接和变化, 作为系统特征的模板没有得到应有的重视。2002 年, 澳大利亚保护生态学家 Lindenmayer 和美国著名景观生态学家

图 12 美国太平洋西北部(PNW)演替后期森林的空间分布格局

Fig. 12 The spatial pattern of late seral forests in Pacific Northwest (PNW), USA

A. 空间位置与生态区 Location and ecoregions B. LANDSAT ETM+ 数字卫星遥感图 False color composite of Landsat ETM+ imagery for land cover of PNW C. 演替后期森林的空间分布 The late seral forests spatial distribution based on the imagery classification

Franklin 合著了一部专著“保护森林生物多样性，一个综合的多尺度的方法 (Conserving forest biodiversity, a comprehensive multiscaled approach)”。这个新的理论对传统的主要依赖于自然保护区进行生物多样性保护的理论和应用框架提出了挑战 (图 13)。就像我们在前面讨论了 IRA (无路自然区域) 与比邻的自然保护区结合会加大保护效果一致，模板保护理论特别强调保护自然保护区以外的景观模板，即在一

个区域中，生物多样性的保护不仅要有效地设计和管理自然保护区，同时也应该很好地管理非保护的景观模板，使其有机地结合起来为大尺度的生物多样性保护服务 (Lindenmayer & Franklin, 2002)。我们认为，基于空间格局和尺度的模板保护理论将会帮助保护生物学家放开眼界，把生物多样性保护策略的制定与可持续发展紧密结合，从而极大地改善保护与发展的矛盾，取得更好的保护效果。

图 13 综合与多尺度的模板 (Matrix) 保护的理论框架 (引自 Lindenmayer 和 Franklin 2002)

Fig. 13 Matrix conservation theory framework, a comprehensive multiscaled approach for the biodiversity conservation (after Lindenmayer & Franklin, 2002)

4 生物多样性空间分布和变迁的模拟

模型和模拟的最大优势是它们的预测能力 (Shugart, 1998; Jiang et al., 1999; Murray & Snyder, 2000)。利用数学模型和计算机空间模拟系统模拟生物多样性空间分布及变迁是基于空间分析的保护生物学的又一特点。这方面的工作包括了空间解释模型 (Spatial explicit model), 基于过程 (Process-based) 的空间模拟模型, 一种面向代理的空间适应模拟模型 (SWAM), 以及与此有关的动态全球植被模型 (DGVM)。

空间解释模型和基于过程的空间模拟模型大部分是从原来的生态系统演替和动态模型, 以及个体

增长模型等机理模型发展而来 (Shugart, 1998)。一种方法是把模型的运行条件和运行结果与地理信息系统的空间图示功能耦合, 而模型的运行则独立于空间解释器 (如地理信息系统) (Aspinall, 1994), 基本模拟单位可以是栅格, 也可以是多边形。另外一种方法是把过程模型植入地理信息系统, 或开发包括空间解释和图示模块的空间模拟系统, 直接实现空间的模拟, 这种方法通常是以栅格为基本模拟单元。比较普遍的是第二种方法, 它的最大优点是可以模拟如扩散、迁移等空间的变化。LANDIS 是一个比较成功的基于过程并且在景观尺度上模拟物种丰度和分布的空间解释模型, 已在美国的许多区域得到应用 (He & Mladenoff, 1999)。

美国圣塔菲研究所(Santa Fe Institute)在复杂性分析方面作了大量工作(Su *et al.* , 2001)。他们开发了基于适应性原理的空间模拟方法——SWARM , 一种面向代理的空间模拟系统(Minar *et al.* , 1996)。这种空间解译的动态模拟系统的原理是把模拟对象的不同组分有机地综合在一起, 通过自组织系统的自适应学习实现模拟效果的优化。从真实世界抽象出的对象和对象间的相互作用是模型的核心, 然后把对象组织在一个等级结构(Hierachy)中, 对象的相互作用性质可以得到生物学的解释。Su 等(2001)应用 SWARM 空间模拟系统研究了澳大利亚 WAR-RA 长期生态研究站(LTER site)的物种多样性在环境压力和火干扰下的空间动态变化, 其模拟结果得到了观测数据的检验, 取得了较好的模拟效果。

在大尺度, 例如全球或大陆尺度模拟生态系统空间变化的是 DGVM (Pentience & Solomn , 1990 ; Neilson & Running , 1996)。DGVM 是基于生理过程的数值模拟, 特别是侧重预测植被对全球变化的反应, 有代表性的 DGVM 模型有 BIOME 4 , MAPSS 和 IBIS 等(Foley *et al.* , 1998 ; Peng , 2000)。Hansen 等(2001)根据 7 个不同的大气环流模型(GCM)(OSU , GISS , HADCM2 和 CGCM1 等)产生的未来气候变化的脚本(Scanarios) , 用 DGVM 模型中的 MAPSS 模型模拟了生物群区(BIOME)和植被类型的变化, 同时用回归树分析(Regress tree analysis)研究了树木种类和群落类型的变化, 用基于能量的 Currie 模型研究了树木、哺乳动物、鸟类、爬行动物和两栖动物的物种丰度。用 DGVM 模型和其它模型模拟生物多样性伴随气候和土地利用变化的动态对于生物保护和管理决策非常重要, 其进一步的趋势是模拟更详细的植被功能型和物种多样性的变化, 并提高空间的分辨率。

还有一些大型的与空间分析有关的国际保护生物学研究项目, 如 DIVERSITAS (陈灵芝等 , 2001) , LTER 中关于生物多样性和生态系统功能的相互作用所涉及的空间分析(Symstad *et al.* , 2003)等。

空间分析的重要技术基础是遥感和地理信息系统。全球定位系统(GPS)为它们提供了技术支持。同时还包括了许多其它的空间分析技术和方法 , 例如前面已提到的空间格局分析和空间动态模拟, 以及空间统计分析等。详细技术细节请参阅有关的文献(邬建国 , 2000 ; Turner *et al.* , 2001 ; 江洪等 , 2003)。同时 , 高精度遥感在现实植被分类和变化监测中的应用 , 通过数字化地球大力建设丰富的基础

空间数据库, 发展模拟置信度较高、预测效果可靠的生物多样性格局与变化的空间模拟系统是空间分析在保护生物学中广泛应用的重要基础。

我们预测, 一个新的保护生物学的分支: 空间保护生物学, 已经逐渐成熟。这门基于现代信息技术和空间技术的新学科已经而且还将为全球生物多样性的研究和保育作出重大的贡献。

参 考 文 献

- Aspinall, R. J. 1994. GIS and spatial analysis for ecological modelling. In: Michener, W. K. , J. W. Brunt & G. S. Susan eds. Environment information management and analysis: ecosystem to global scales. London: Taylor & Francis publishers. 377 ~ 297.
- Bowker, J. 2000. Mapping biodiversity. International Journal of Geographical Information Science, **14**: 739 ~ 754.
- Chang, J. (常杰) & Y. Ge (葛滢). 2001. Ecology. Hangzhou: Zhejiang University Press. (in Chinese)
- Chen, L. Z. (陈灵芝) & K. P. Ma (马克平). 2001. Biodiversity science: principle and practice. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press. (in Chinese)
- Cheng, J. Q. (陈吉泉). 1995. The principle of landscape ecology and application in ecosystem management. In: Li, B. (李博) ed. Modern ecology lectures. Beijing: Science Press. 108 ~ 128. (in Chinese)
- Davis, M. B. 1981. Quaternary history and the stability of forest communities in forest succession. In: West, D. C. , H. H. Shugart & D. B. Botkin eds. Ecosystem geography. New York: Springer. 132 ~ 153.
- DellaSala, D. A. , N. L. Staus, J. R. Stritholt, A. Hackman & A. Iacobelli. 2001. An updated protected areas database for the United States and Canada. Natural Areas Journal, **21**: 124 ~ 135.
- DeVelice, R. L. & J. R. Martin. 2001. Assessing the extent to which roadless areas complement the conservation of biological diversity. Ecological Applications, **11**: 1008 ~ 1018.
- Dobson, A. P. , J. P. Rodriguez, W. M. Roberts & D. S. Wilcove. 1997. Geographic distribution of endangered species in the United States. Science, **275**: 550 ~ 553.
- Elichirigoity, F. 1999. Planet management: limits to growth, computer simulations, and the emergence of global spaces. New York: Northwestern University Press. 430.
- Fiedler, P. L. & S. K. Jain. 1992. Conservation biology, the theory and practice of nature conservation, preservation and management. New York, London: Chapman and Hall.
- Forman, R. T. T. 2001. Land mosaics, the ecology of landscapes and regions. Cambridge: Cambridge University Press.
- Foley, J. A. , S. Levis & I. C. Prentice. 1998. Coupling dynamics models of climate and vegetation. Global Change Biology, **4**: 561 ~ 579.
- Hansen, A. J. , R. P. Neilson, V. H. Dale, C. H. Flatherm, L.

- R. Iverson, A. J. Currie, S. Shafer, R. Cook & R. J. Bartlein. 2001. Global change in forests: responses of species, communities, and biomes. *Bioscience*, **51**: 765 ~ 779.
- Hanski, I. 1999. *Metapopulation ecology*. Oxford: Oxford University Press. 313.
- Han, X.G. (韩兴国). 1994. Island biogeography. In: Qian, Y. Q. (钱迎倩) & K.P. Ma (马克平) eds. *The principles and methodologies of biodiversity studies*. Beijing: Chinese Science and Technology Press. 135 ~ 150.
- He, H. & D. J. Mladenoff. 1999. Spatial explicit and stochastic simulation of forest landscape fire disturbance and succession. *Ecology*, **80**: 81 ~ 99.
- Heilman, G.E. Jr., J.R. Stritholt, N.C. Slosser & D.A. Dellasala. 2002. Forest fragmentation of the conterminous United States: assessing forest intactness through road density and spatial characteristics. *BioScience*, **52**: 411 ~ 422.
- Hengeveld, R. 1989. *Dynamics of biological invasions*. London: Chapman and Hall. 160.
- Jennings, M.D. 2000. Gap analysis: concepts, methods, and recent results. *Landscape Ecology*, **15**: 5 ~ 20.
- Jiang, H., M. J. Apps, Y. L. Zhang, C. H. Peng & P. R. Woodard. 1999. Modeling the spatial pattern of net primary productivity in Chinese forests. *Ecological Modeling*, **122**: 275 ~ 288.
- Jiang, H. (江洪), Y. L. Zhang (张艳丽) & J. R. Stritholt. 2003. The spatial analysis on disturbance and ecosystem succession. *Acta Ecologica Sinica (生态学报)*, **23**: 1861 ~ 1876. (in Chinese with English abstract)
- Jiang, Z.G. (蒋志刚), K.P. Ma. (马克平) & X.G. Han. (韩兴国). 1999. *Conservation biology*. Hangzhou: Zhejiang Science and Technology Press. 263. (in Chinese)
- Lee, G. G. H. & B. C. Eversham. 2000. Landscape pattern and species richness: regional scale analysis from remote sensing. *International Journal of Remote Sensing*, **21**: 2685 ~ 2704.
- Li, H.B. (李哈滨), Z.Q. Wang (王政权) & Q.C. Wang (王庆成). 1998. The theory and method of quantitative analysis on spatial heterogeneity. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, **9**: 651 ~ 657. (in Chinese with English abstract)
- Lindenmayer, D.B. & J.F. Franklin. 2002. *Conservation forest biodiversity, a comprehensive multiscaled approach*. Washington: Island Press. 351.
- MacArthur, R. H. & E. O. Willson. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton: Princeton University Press. 265.
- McCay, J. S. 2001. The invasion of pine forests in the Florida. *Landscape Ecology*, **16**: 423 ~ 432.
- McGarigal, K. & B.J. Marks. 1995. *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. 120.
- Meffe, G.K. & C.R. Carroll. 1996. *Principles of conservation biology* (2nd ed.). Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc, Publishers. 100.
- Minar, N., R. Burkhart, C. Langtong & M. Askenazi. 1996. The SWARM simulation system: a tool kit for building multi-agent simulations. Santa Fe, New Mexico: Santa Fe Institute Working Paper 96-06-042.
- Murray, A.T. & S. Snyder. 2000. Spatial modeling in forest management and natural resource planning. *Forest Science*, **46**: 153 ~ 156.
- Neilson, B. P. & S. W. Running. 1996. Global dynamics vegetation modelling: coupling biogeochemistry and biogeography models. In: Walker, B. & W. Steffen eds. *Global change and terrestrial ecosystems*. Cambridge: University Press. 451 ~ 465.
- Noss, R.F. & R. Kranz. 2001. Ecological issues in conservation. *Ecological Applications*, **11**: 945 ~ 946.
- Peng, C. 2000. From static biogeographical model to dynamic global vegetation model: a global perspective on modelling vegetation dynamics. *Ecological Modelling*, **135**: 33 ~ 54.
- Pentence, I. C. & A. M. Solomn. 1990. Vegetation models and global change. In: Bradley, R. S. ed. *Global change of the past*, UCAR/Office for Interdisciplinary Earth Studies, Boulder, Colorado, Co. 365 ~ 383.
- Pimentel, S., S. McNair, J. Janecka & J. Wightman. 2002. Economic and environmental threats of alien plant, animal, and microbe invasions. In: Pimentel, D. ed. *Biological invasions, economic and environmental costs of alien plant, animal, and microbe species*. CRC Press. 307 ~ 329.
- Primack, R. & W. Z. Ji (季维智). 2001. *Essentials of conservation biology*. Beijing: China Forestry Publishing House. 267.
- Qian, H. & R.E. Ricklefs. 2000. Large-scale processes and the Asian bias in species diversity of temperate plants. *Nature*, **407**: 180 ~ 182.
- Qian, Y.Q. (钱迎倩) & K. P. Ma (马克平). 1995. *The principles and methodologies of biodiversity studies*. Beijing: Chinese Science and Technology Press. (in Chinese)
- Rosenzweig, M. J. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge: Cambridge University Press. 436.
- Scott, J.M., F. Davis, B. Csuti, R.F. Noss, B. Butterfield, C. Groves, H. Anderson, S. Caicco, F.D. Erchia, T.C. Edwards, J. Ulliman & G. Wright. 1993. Gap analysis: a geographic approach to protection of biological diversity. *Wildlife Monographs*, **123**: 140 ~ 165.
- Shugart, H.H. 1998. *Terrestrial ecosystems in changing environments*. Cambridge: Cambridge University Press. 436.
- Spies, T.A., W.J. Ripple & G.A. Bradshaw. 1994. Dynamics and pattern of a managed coniferous forest landscape in Oregon. *Ecological Applications*, **4**: 555 ~ 568.
- Su, W., M.J. Brown & B. Mackey. 2001. Agent-based dynamic modeling of forest ecosystems at Warra LTER site. *Tasforests*, **13**: 129 ~ 140.
- Staus, N. L., J.R. Stritholt, D.A. Dellasala & R. Robinson.

2002. Rate and pattern of forest disturbance in the Klamath-Siskiyou ecoregion, USA between 1972 and 1992. *Landscape Ecology*, **17**: 455 ~ 470.
- Stritholt, J.R. & D. DellaSala. 2001. Importance of roadless areas in biodiversity conservation in forested ecosystems: case study of the Klamath-Siskiyou ecoregion of the United States. *Conservation Biology*, **15**: 1742 ~ 1754.
- Symstad, A. J., F.S. Chapin III, D.H. Wall, K.L. Gross, L. F. Huenneke, G.G. Mittelbach, D.P.C. Petters & D. Tilman. 2003. Long-term and large-scale perspectives on the relationship between biodiversity and ecosystem functions. *BioScience*, **53**: 89 ~ 98.
- Tilman, D. & P. Kareiva. 1997. *Spatial ecology*. Princeton: Princeton University Press.
- Turner, M.G., R.H. Gardner & R.V. O'Neill. 2001. *Landscape ecology in theory and practice, pattern and process*. New York, Berlin: Springer.
- Turner, M.G., D. N. Wear & R.O. Flamm. 1996. Land ownership and land-cover change in the southern Appalachian highlands and the Olympic peninsula. *Ecological Applications*, **6**: 1150 ~ 1172.
- Wiens, J. A. 1995. Landscape mosaics and ecological theory. In: Hansson, L., L. Fahrig & G. Merriam eds. *Mosaic landscapes and ecological process*. London: Chapman & Hall. 1 ~ 26.
- World Wildlife Fund Canada. 2003. The nature audit, setting Canada's conservation agenda for the 21st century. Report No. 1-2003. 200.
- Wu, J.G. (邬建国). 2000. *Landscape ecology, pattern, process and hierarchy*. Beijing: China Higher Education Press. 258. (in Chinese)

责任编辑 : 张大勇 责任编辑 : 姜联合