

# 现代生态学讲座

李 博 主 编

科 学 出 版 社



# 现代生态学讲座

李 博 主 编

科 学 出 版 社

1 9 9 5

(京)新登字 092 号

### 内 容 简 介

本书为“现代生态学讲座暨学术研讨会”文集。作者主要为海外留学人员(博士、博士后)。它重点介绍了不同尺度、不同层次上现代生态学的新理论、新观点及新方法。本书的出版对现代生态学的研究有一定的指导意义。

本书可供生态学专业的大专院校师生、研究人员、环保、资源管理、农林牧业管理人员参考。

### 现代生态学讲座

李 博 主编

责任编辑 李 锋

科 学 出 版 社 出 版

北京东黄城根北街16号

邮政编码: 100717

新世纪印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

1995年8月第 一 版 开本:787×1092 1/16

1995年8月第一次印刷 印张:12 1/4

印数:1-700册 字数:279 000

ISBN 7-03-004716-8/Q·581

定价: 24.00 元

## 《现代生态学讲座》编辑委员会名单

主编：李 博

编委（按姓氏笔画排列）：

于 拔 刘钟龄 邬建国 李 博  
陆仲康 杨 持 郝敦元 雍世鹏

## 前 言

近些年来,生态学在国际范围内获得迅速发展,它的应用范围越来越广,成为农林牧渔生产、资源开发、环境保护、城乡建设等事业的重要的理论基础,甚至被称为人类生存的科学。为了交流现代生态学的理论、方法与发展趋势,探讨我国生态学今后的发展方向,内蒙古大学在国家自然科学基金委员会和内蒙古自治区教育厅支持下,于1994年9月4—12日在呼和浩特举办了一次“现代生态学讲座暨学术研讨会”。来自国内外80余人参加了这次活动,其中从美、加、法、新、日等国取得博士、博士后资历的留学生12人(有8人直接从国外赶回),国内博士及副教授以上29人,硕士研究生及青年教师30人。

内蒙古自治区人民政府赵志宏副主席,内蒙古教育厅、科委、科协及内蒙古大学的主要领导同志出席了开幕式并讲了话。中国科学院院士、中国生态学会名誉理事长阳含熙教授,中国生态学会理事长陈昌笃教授专程赶来在会上做了报告。国家基金委生物学部生态学组陆仲康主任,国际合作局综合处汤雪芳处长亲临会议进行指导,听取了与会代表对发展我国生态学的意见并主持了有关学术讨论。

通过这次讲座,海内外学者提出了20个专题报告,反映了现代生态学的新理论、新观点、新方法及国际上生态学的热点。内容涉及生理生态、种群与群落、生态系统与景观、全球生态等不同尺度上的生态学问题,包括生态理论的变革、尺度与等级、格局与过程、个体行为与种群进化、互惠共生与生态演替等生态学基本理论问题,异质种群、进化生态、恢复生态学、生物多样性、景观生态学及全球变化等热点问题,以及稳定性同位素、土地利用模型、遥感与GIS、分形理论应用等新方法、新技术。

在上述专题报告基础上,围绕生态学前沿及我国生态学发展方向进行了热烈的讨论,并在下列问题取得了共识:

- 中国生态学的研究应着眼于中国的生态学问题,我国是农业大国,人口负担和经济发展为生态学提出了大量的问题,研究并解决这些问题本身就具有国际意义和国际水平,如自然资源持续利用问题,农业持续发展问题,环境问题等。

- 恢复生态学的研究应列为国内当前生态学研究的优先领域和重点。

- 全球变化、生物多样性保护等国际热点问题耗资巨大,我国应根据自己的

特点选择研究课题,寻求适合国情的研究途径与方法。

- 应特别注意人为活动对生态过程的影响。

- 应在不同组织层次上(从分子生态、种群及异质种群到景观及全球生态)扎扎实实地开展基础研究,长期积累研究数据,加强生态学理论的概括。同时注意与应用挂钩,使应用建立在可靠的理论基础上。

为了巩固这次讲学活动的成果,使更多的人了解讲座中所介绍的生态学问题,现将其中 13 篇学术报告印刷成册,以《现代生态学讲座》书名正式出版。书中每一篇报告都是独立的,并按理论生态、个体、种群、群落、生态系统、景观及全球生态顺序排列。希望本书的出版有助于我国生态学人才的培养和生态学的发展。

李 博

1995年2月

# 目 录

## 前 言

- 生态学中的格局与尺度——可塑性面积单元问题 ..... 邬建国 Dennis Jelinski(1)
- 植物对于水分胁迫的适应性反应及其生态学意义 ..... 高玉葆(10)
- 泥炭地和泥炭地生态学 ..... 李燕红(24)
- 美洲马鹿(*Cervus elaphus nelsoni*)的饥饿与昼夜采食活动节律的仿真分析.....  
..... 蒋志刚 R. J. Hudson(36)
- 北方野生有蹄类动物摄食量与生长的季节性节律——来自美洲马鹿(*Cervus elaphus  
nelsoni*)的研究报告 ..... 蒋志刚 R. J. Hudson(55)
- 分形理论与生态学 ..... 祖元刚 马克明(65)
- 卡森堡植被演替趋势分析——超球面模型应用实例 .....  
..... 白·图格吉扎布 郝敦元 特·塔拉(73)
- 草原生态系统持续管理原则：生物多样性与生产力的维持 ..... 李永宏(79)
- 物种多样性研究的现状及趋势 ..... 郭勤峰(89)
- 景观生态学的基本原理及其在生态系统经营中的应用..... 陈吉泉(108)
- 全球变化研究中的生物圈模型 I ——初级生产力模拟 .....  
..... 齐 晔 Charles A. S. Hall(129)
- 全球变化研究进展与新方向..... 林光辉(142)
- 稳定同位素技术与全球变化研究..... 林光辉 柯 渊(161)

# 生态学中的格局与尺度

## ——可塑性面积单元问题

邬建国

(美国内华达大学系统荒漠研究所,生物科学中心)

Dennis Jelinski

(美国内布拉斯加大学森林、渔业及野生动物学系)

### 一、前言

空间格局与生态学过程之间的关系是生态学研究中的一个中心问题(Levin, 1992; Wu and Levin, 1994)。空间格局往往由生态学过程所产生和改变,而又同时对生态学过程起到促进或抑制的作用。格局与过程出现在多重尺度上。是量地描述这些现象是准确地理解并预测生态学系统的结构与动态的基础(Turner & Gardner, 1991; Levin, 1992)。

在地理学与生态学中,空间格局分析常常涉及到面积数据(area-based data),比如基于面积的野外考察资料、航空照片及遥感信息。虽然已有一系列空间统计方法在使用中,但是在选择分析中所采用的基本面积单元(basic areal unit)方面的任意性问题,尚未受到应有的重视。但这个问题是不容忽视的。其原因之一可由下述事实推知。格局与过程所出现的空间是连续性的;也就是说,在取样或分析空间数据时,把这一空间按某一基本面积单元划分有无穷多种方法。由此所致的有关面积单元选择的主观任意性问题,会给空间分析的结果造成影响。这些影响来自两个方面:一是跨尺度增聚(aggregation across scales),二是在同一尺度上的划区多选择性(zoning alternatives)(Openshaw, 1984; Jelinski & Wu, 1994; Wu, 1993)。图1举例说明了尺度增聚与划区的区别及其关系。

面积单元的任意性问题在地理学中早已注意到(Openshaw & Taylor, 1981)。例如,在选举地理学(electoral geography)中,不公正划分选区问题(gerrymandering problem)——通过重新划分选区而改变选举结果——早在19世纪时已有所闻(Taylor & Johnston, 1979; Openshaw & Taylor, 1981)。然而,这一问题并未在地理学和生态学中引起足够的重视。直到20世纪30年代,增聚效应(aggregation effect)才出现在统计学及人文地理学的文献中。植物群落学家较早地认识到了格局的尺度相关性(scale-dependence of pattern),并发展了相应的研究方法(Watt, 1947; Greig-Smith, 1952; Kershaw, 1957)。但在地理学和生态学中,早期研究主要集中于尺度问题(scale problem),而忽视了



划区问题(zoning problem)。

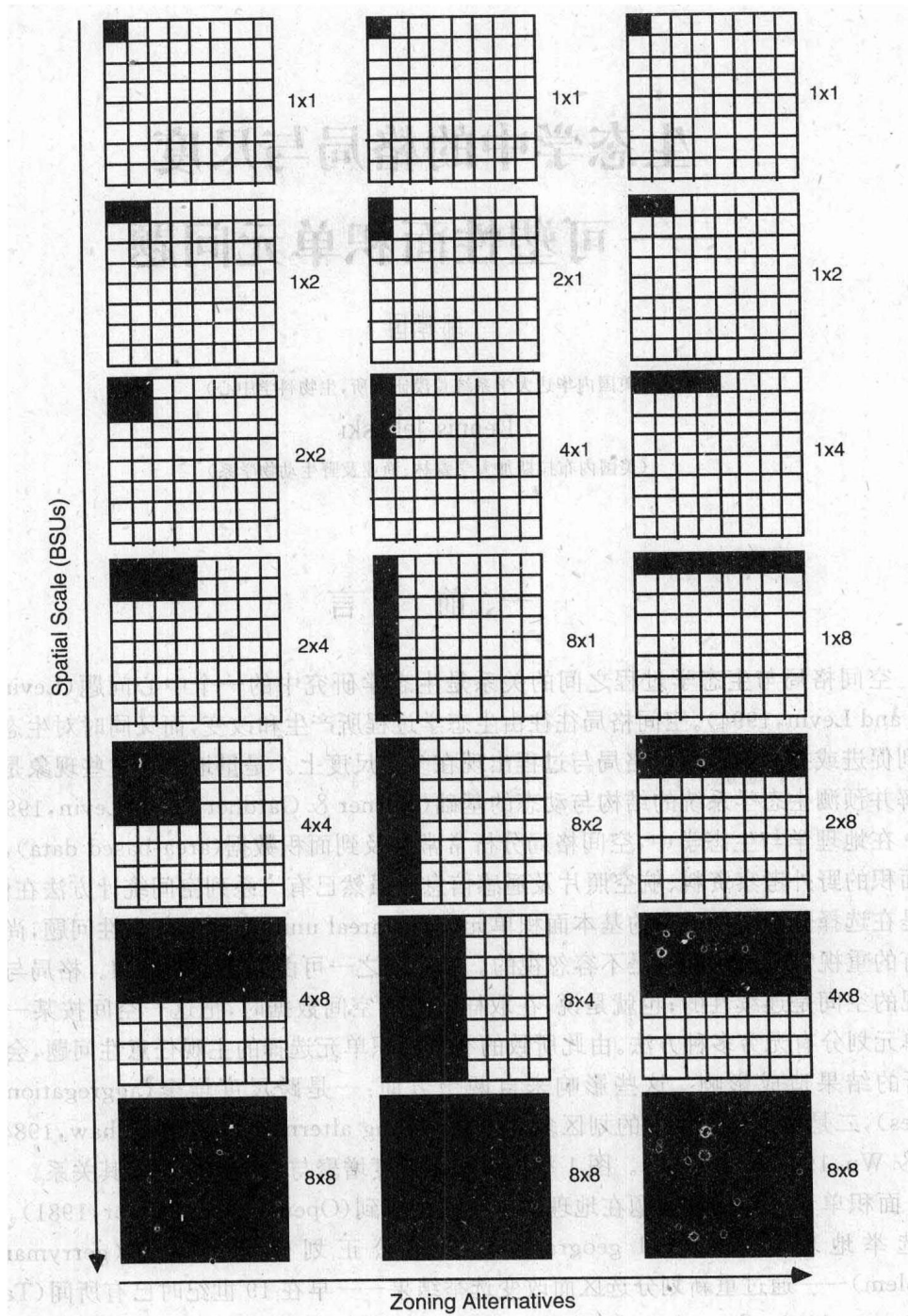


图1 尺度增聚(aggregation across scales)与划区系统(zoning system)示意图。每一行代表一个空间尺度,在这一尺度上可以有不同的划区方案,这些方案的总和可称为划区系统。每一列右边的数字表示不同行相应的空间尺度,其单位是基本空间单元(basic spatial unit),详见文中有关描述

自从 70 年代开始,尺度问题和划区问题对空间分析的影响在地理学中曾一度受到重视,并以“可塑性面积单元问题”(modifiable areal unit problem,或简称 MAUP)而出现在一系列研究论文中(见 Openshaw & Taylor,1979,1981;Openshaw,1984)。MAUP 不仅存在于地理学研究中,也是生态学研究中的一个重要问题。生态学家必须要充分认识到这一问题对分析结果的影响,并积极寻求解决这一问题的方法。因此,本文拟在下列几个方面略作一些探讨:

- 什么是可塑性面积单元问题?
- 可塑性面积单元问题在生态学中的影响是什么?
- 如何来对待可塑性面积单元问题?

## 二、可塑性面积单元的概念

所有的空间数据(spatial data)及各种空间分析方法都具有这样或那样的误差(Fotheringham,1989)。就面积单元问题而言,空间分析研究的有效性决定于数据中的基本面积单元的性质和涵义(Openshaw,1984)。可塑性面积单元问题正是由于基本面积单元在选择上的任意性而造成。具体而言,它是空间分析结果对资料收集及增聚所基于的面积单元的敏感性所致。如前所述,可塑性面积单元问题实际上包括两个方面:尺度效应和划区效应。尺度效应(或尺度问题)是指分析结果随着增聚数据时面积单元变大而发生改变;而划区效应(或划区问题)是指在同一增聚水平(aggregation level)或同一尺度上,分析结果随不同划区方案而改变(见 Openshaw & Taylor,1979; Openshaw,1984)。

譬如,要研究植物群落中物种镶嵌体的空间格局,一种常用的方法是采用连续格子样方来记录各物种出现的频率或密度(见 Greig-Smith,1952,1983;杨持、郝敦元、杨在中,1984;Wu,1992)。整个格子样方及其网眼的大小通常是凭经验而定,因此在一定程度上是任意的。那么,利用这种数据得出的空间相关分析或其他空间分析结果会随着面积单元的增聚而变化;这便是尺度效应。当只考虑某一特定尺度时,增聚可以从不同方向,采用不同组合来进行,由此而导致的分析结果的差异则属于划区效应。MAUP 对这类方法的影响在后面还要进一步提及。

## 三、早期的 MAUP 研究

Gehlke 和 Biehl(1934)最早从统计学角度研究了尺度效应。在一项对男性少年犯罪率与平均月收入的相关性研究中,他们发现,当资料在空间上连续地增聚时,相关系数也随之增加;而当资料在空间上随机组合而增聚时,这种尺度效应便消失了。Yule 和 Kendall(1950)也清楚地举例说明了尺度效应对统计分析结果的影响。他们认为,空间资料的分析结果不但反映所研究变量的特征及关系,也同时是对分析结果所依赖的面积单元的特征的反映。因此,他们明确指出,分析结果只是在所采用的面积单元上有效,而在其他尺度上则会不尽其然。Robinson(1950)将这种由某一尺度上的特征推知转小尺度上特征的现象称为“生态学谬误”(ecological fallacy)。这一名词似乎带有对生态学或生态学家有误解的色彩。也许理解为告诫为好。

以上所谈及的都是研究尺度效应的例子。Blalock(1964)曾采用了四种不同划区方法研究了数据增聚对相关分析和回归分析的影响。这四种划区方法分别是:①随机组合;②按自变量分区;③按因变量分区;以及④按空间上的毗邻程度分区。结果表明,随机分区对相关分析和回归常数估计并无显著的影响;按自变量分区时,相关系数随尺度增加而增加,但回归常数并不受显著影响;按因变量分区时,相关分析和回归分析均表现出明显尺度效应;而在按毗邻度分区时,相关系数和回归常数均随尺度增加而增加。

自从 Gehlke 和 Biehl(1934)的工作之后的 40 年中,MAUP 问题几乎未曾有人再深入地研究过。直到 70 年代,Openshaw 和他的同事们通过一系列的研究论文和专著,将 MAUP 研究推向了一个新的时期(见 Openshaw & Taylor, 1979, 1981; Openshaw, 1984)。Openshaw 和 Taylor(1979)通过三组实验探讨了 MAUP 对相关分析的影响。他们所用资料的基本面积单元是美国 Iowa 州的 99 个县。因变量是 1968 年支持共和党的 60 岁以上选民的百分比,而自变量是 1970 年统计的 60 岁以上选民占总人口的百分比。其结果表明,在改变尺度(面积单位大小)和划区方法时,相关系数可以达到其取值范围内的任何值。例如,当面积单元数从 99 归并到 72 时,相关系数从  $-0.059$  增加到  $0.703$ (包括划区效应);当面积单元数归并到 30 时,相关系数变动在  $-0.770$  和  $0.968$  之间;当面积单元数降到 12 时,相关系数变幅增加到从  $-0.984$  到  $0.999$ ;而当面积单元数降至 6 时,相关系数的最小值达到  $-0.999$ ,最大值趋于 1。因此,Openshaw 和 Taylor 将该文恰当地取名为“一百万个左右相关系数”。

MAUP 不仅对简单的统计分析有影响,对多变元统计分析及空间模型亦有不容忽视的影响。然而,对于后者的影响还研究的甚少。较早的这类研究包括对不同空间尺度上空间作用模型(spatial interaction models)的研究(例如 Openshaw, 1977; Amrhein & Flowerdew, 1989; Putman & Chung, 1989)。Openshaw(1977)举例说明在校正空间作用模型参数时的尺度和划区效应。Amrhein 和 Flowerdew(1989)在研究 MAUP 对一个 Poisson(普松)空间作用模型的影响时发现,尺度效应具有临界性(threshold)即在一定尺度之上才表现出来,而划区效应在许多尺度上均非常明显。Putman 和 Chung(1989)将 MAUP 研究从单参数空间模型推广到多参数空间模型,并发现不同划区方法导致了多变元空间模型中最适参数在分布上的差异。

Fotheringham 和 Wong(1991)研究了可塑性面积单元问题对多元统计分析的影响。其结果表明,模型的参数校正(calibration)对于在尺度上及划区系统上的变化很敏感。他们进而剖析了变量的自相关性与其对 MAUP 敏感性的可能关系,但并未找到任何明显的关系存在于这二者之间。最后,Fotheringham 和 Wong(1991)做出结论说,类似于 Openshaw 和 Taylor(1979)在研究简单统计关系的情形,通过改变数据增聚方法,统计分析的结果可以剧烈变化;而且这种变化似乎是不可预测的(这一点有别于单元或二元统计分析)。

#### 四、可塑性面积单元问题在生态学研究中的意义

可塑性面积单元问题显然对于生态学中涉及到空间资料的大多数研究有着不可忽视的影响。从个体、种群、群落、生态系统、景观,直至全球的不同层次上的生态学研究中,每

当基于面积的数据被增聚时,可塑性面积单元问题就可能出现。直观地讲,这是因为生态学格局和过程均与空间密切相联系;当面积单元改变时,对于这些格局和过程的表达也就可能随之而变。在景观生态学中,有关景观结构与功能方面的观察和实验信息大多来自在较小尺度上的研究(如几十到几百平方米)。然而,要回答生物多样性及全球变化方面的问题,就必须将小尺度上的信息上推或转译(*scaling-up or translating*)到大尺度上。因此,遥感资料常被运用,数据增聚常常在分析中成为必然。那么,MAUP 就可能出现在这些过程中。在这种情形中,所谓的可塑性面积单元就是象元(*pixels*),主要是由遥感源的空间分辨率而确定的。已经有一些研究表明,遥感资料的分辨率不同会导致对同一地区的空间分析的结果上的差异(Woodcock & Strahler, 1987; Nellis & Briggs, 1989; Townshend & Justice, 1990)。

基于网格的空间模型途径(*grid-based spatial modeling approaches*)在生态学研究中的应用甚广(Turner & Gardner, 1991; Wu & Levin, 1994)。然而,直到现在还没有人系统地研究过网格的空间分辨率或网眼(*grid cells*)的大小对模型结果有何影响。大气环境模型(GCMs)也是基于网格之上的,其网眼边长达几百公里,垂直高度达数公里。从理论上还是实际上,尚无足够的证据来说明这些网格为基的模型不受可塑性面积单元问题的影响(又见 Dudley, 1991)。

MAUP 对基于网格之上的采样及分析方法也会有影响。以 Greig-Smith 的连续样方法为例,可以说明这一问题。许多研究已表明,均方差(*mean square variance*)是区组大小(*block size*),即基本面积单元集聚体大小(*sizes of aggregates of basic areal units*)的函数。这反映了上面所谈及的尺度效应。在另一方面,划区方法或区组结构对分析结果的影响并未受到重视。但一些研究明确地表明,连续样方法的分析结果对网格的起始点较敏感(Hill, 1973; Greig-Smith, 1983)。当网格重新放置而改变其起始点时,就相当于在同一尺度上又增加一种新的划区方案。因此,这种对起始点的敏感性,反映了这种方法会受到划区效应的影响。在 1994 年国际生态学会期间,本文作者之一(邬)曾与 Greig-Smith 讨论了上述问题。Greig-Smith 认为,这种划区效应对连续样方法的影响在大尺度上也许不容忽视,但在小尺度上似乎不太明显。这一推测尚有待于在实践中检验。

近几年来,随着景观生态学和等级系统理论的兴起,许多生态学研究注意到了尺度改变对格局和过程的分析结果的影响。例如,Turner 等(1989)研究了尺度变化对三种景观格局指数的影响。这三种指数是景观多样性(*diversity*),优势度(*dominance*)和蔓延度(*contagion*)。尺度在这里具体指粒度(*grain*)和幅度(*extent*)。粒度实际上相当于前面提及的面积单元大小,而幅度则通常指整个研究面积,或整个网格的大小(*grid size*)。Turner 等发现,这三种指数对尺度变化均表现出敏感性,而具体变化情况随着尺度的定义(即粒度或幅度)而不同。Qi 和 Wu(1994)研究了尺度变化对采用空间自相关方法分析景观格局时的影响。他们的研究表明,空间自相关系数(包括 Moran's I, Geary's C, 和 Cliff-ord 统计量)对面积单元大小的变化较敏感;在不同尺度上,同一景观上的某一变量的自相关程度相差甚多。Jelinski 和 Wu(1994)对尺度效应和划区效应在格局分析中的影响作了探讨。他们的研究是基于来自加拿大针叶林景观的 NDVI(标准化差分植被指数)资料。(又见 Wu et al., 1994)。上述研究表明,在某一特定尺度上的空间分析结果最好也不过是提供片面的,不完全的有关格局的信息。在许多情形下,这些结论会引起误解。这是因为生

态学系统及其格局是在多尺度上存在的,即具有等级系统结构。在不同尺度上,格局和过程可能或往往是不同的。显然,“窥一斑以见全豹”在这里是不可靠的。因此,对于任何空间分析来说,最好是将结果和尺度联系起来。

## 五、如何对待可塑性面积单元问题

在地理学文献中,已有数种途径前后提出,可作为对待 MAUP 时参考。下面,我们将这些方法作一总结。

(1) 基本实体途径(basic entity approach)。这一途径的主要特点是,资料的收集和分析直接基于研究对象的基本实体或个体。因为这些实体是“不可塑的”,MAUP 即可完全避免(Fotheringham, 1989)。就此而言,基于个体的空间模型(individual-based models)比网格为基的模型(grid-based models)优越。但这种基本实体途径在实际应用中有一些问题。首先,在生态学或地理学研究中,并非总能够明确什么是基本实体。例如,密度、通量、覆盖度等变量均是与面积有关的。什么是这些变量的基本实体或个体呢?此外,在许多情形中,即使基本实体(如个体生物或种群)可以明确定义,但由于其数目之巨大,数据的收集、整理和分析以及建模在技术上成为极大的困难。

(2) 最优划区途径(optimal zoning approach)。这种途径旨在寻找某一个划区方案,使得面积单元内部的差异最小,而面积单元之间的差异最大;或者寻找某一划区方案,使得空间统计分析或模型的结果吻合度最好(见 Openshaw, 1977, 1984; Sammons, 1979)。虽然这一途径可以消除由于 MAUP 引起的分析结果上的差异,但所谓最优度从概念上和操作上都有主观因素在内。有关最优的定义是随着所研究的问题及选用的方法而变化的。再者,在多变元系统中,一个划区方案对某一变元是最优,但对其他变元来说就会不然。例如, Fotheringham 和 Wong(1991)的研究表明,“就所有变量的空间自相关最小化问题而言,根本不存在什么最优划区系统”。

(3) 敏感性分析途径(sensitivity analysis approach)。这种途径的特点在于不是去消除 MAUP 的影响,而是通过一系列研究来确定或大致掌握 MAUP 影响的范围和强度(Fotheringham, 1989)。敏感性分析可以回答以下问题:哪些变量对尺度和划区效应最为敏感?哪些变量对尺度和划区的变化不敏感?哪些变化是可预测的?哪些是不可预测的?这些信息对了解所研究的系统和所采用的分析方法的特点显然有很大益处。但是,当涉及的变量很多,尺度等级数目大,以及划区方案繁多时,完成一整套敏感性分析。

(4) “摒弃创新”途径。也有人主张应摒弃传统的统计分析方法,而去发展新的,对 MAUP 不敏感的分析方法(如 Tobler, 1989)。Fotheringham (1989)指出,用图形直观地在几个不同尺度上展示数据,有时会比在单一尺度上进行统计分析的效果好。Tobler (1989)则断言,空间分析的结果应与收集数据所基于的空间坐标无关,因此应该去寻找和采用所谓的“与框架无关的空间分析方法”(frame independent spatial analysis)。Openshaw 和 Taylor(1981)却认为,“与空间背景无关的方法,不管它在其他方面的价值如何,是违背地理学常识的”。确实如此,生态学及地理学中的格局和过程离开其空间背景时,其实在涵义又是什么呢?因此,Openshaw 和 Taylor 主张,正确的方法应该是从地理学(或生态学)的角度出发,而不是纯粹的统计学或数学方法。

(5) 强调所研究变量的变化速率。Fotheringham(1989)建议将空间统计分析的重点转移到变化速率上,从而回答下列问题:是否可能确定变量及其关系随尺度变化的速率?是否这些变化有时表现出无规律的波动,而有时则不然? Fotheringham(1989)进一步指出,分维方法(fractal analysis)在这方面似乎很有用,因为分维本身可以作为对某一空间分布或空间关系的,与尺度无关的度量。可以看出,这种强调变化速率途径与敏感性分析途径有相似之处,即都注重于考察变量及其关系随尺度及划区系统的改变而变化的特点。需要指出的是分维只是在自相似(self-similarity)存在的空间尺度域(range of scale)中才保持相对不变。在自然界中,由于等级结构的存在,虽然分维在一定的尺度域上表现出与尺度无关性,但在这一尺度域中的生态学格局和过程却可能是随尺度而易的。

## 六、讨论与结论

Openshaw(1984)认为,可塑性面积单元问题是空间格局和现象研究中的一个根本问题。Fotheringham 和 Rogerson(1993)在讨论空间分析与 GIS 的关系一文中指出,MAUP 是空间分析中的八大障碍之一。然而,纵观现代生态学研究,MAUP 的影响还未受到足够的重视。尤其是划区效应,至今还很少有系统的生态学研究。为了准确地,较全面地认识生态学格局和过程,MAUP 是不容忽视的。这个问题在大量使用遥感数据和 GIS 的今天,就显得更为重要。

MAUP 也许不应理解为一个“问题”,而是对真实系统的等级结构在一定程度上的体现。因此,从生态学意义上来说,它并非是分析中的一个障碍。相反,它所包含的信息对于从不同尺度和不同方面来认识复杂系统极为重要。这一观点是符合于正在形成之中的等级缀块动态范式(hierarchical patch dynamics paradigm)的基本思想的(Wu and Loucks,1994)。等级系统理论(Allen & Starr,1982; O'Neill et al., 1986; 邬建国,1991)对可塑性面积单元问题有指导作用。例如,由于生态学系统的多尺度特征,过分强调统计学合理性,而忽视格局和过程的空间相关性似乎是不可取的。总而言之,这方面的研究尚有待于进一步深入探讨,但是为正确地对待 MAUP 在生态学中的影响指出了一条新途径。

**致 谢:**作者非常感谢以下诸位学者和朋友对本文提出的宝贵意见。他们是:伍业钢、武昕原和潘愉德博士。作者为应邀参加“现代生态学讲座暨研讨会”,衷心感谢李博教授及会议组的先生们和女士们。此文献给已故的内蒙古大学教师曾泗弟先生,以表示对启蒙生态学老师的怀念。

## 参 考 文 献

- 杨 持、郝敦元、杨在中,1984,羊草草原群落水平格局研究,生态学报,4(4):345-353。  
邬建国,1991,耗散结构,等级系统理论与生态系统,应用生态学报,2(2):181-186。  
Allen, T. F. H., and T. B. Starr, 1982, Hierarchy: Perspectives for Ecological Complexity. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.  
Amrhein, C. G., and R. Flowerdew, 1989, The effect of data aggregation on a Poisson regression model of Canadian migration. Pages 229-238 in M. F. Goodchild, and S. Gopal, editors. Accuracy of Spatial Databases, Taylor and

- Francis, London, England.
- Blalock, H. , 1964, Causal Inferences in Nonexperimental Research. University of North Carolina Press, Chapel Hill, North Carolina, USA.
- Dudley, G. , 1991, Scale, aggregation and the modifiable areal unit problem. *Operational Geographer*, **9**:28-32.
- Fotheringham, A. S. , 1989, Scale, independent spatial analysis. Pages 221-228 in M. F. Goodchild, and S. Gopal, editors. *Accuracy of Spatial Databases*, Taylor and Francis, London, England.
- Fotheringham, A. S. , and P. A. Rogerson, 1993, GIS and spatial analytical problems. *International Journal of Geographical Information Systems*, **7**(1):3-19.
- Fotheringham, A. S. , and D. W. S. Wong, 1991, The modifiable areal unit problem in multivariate statistical analysis. *Environment and Planning A* , **23**:1025-1044.
- Gehlke, C. E. , and H. Biehl, 1934, Certain effects of grouping upon the size of the correlation coefficient in census tract material. *Journal of American Statistical Association (Supplement)*, **29**:169-170.
- Greig-Smith, P. , 1952, The use of random and contiguous quadrats in the study of the structure of plant communities. *Annals of Botany (London)*, **16**:293-316.
- Greig-Smith, P. , 1983, *Quantitative Plant Ecology*. Third Edition. University of California Press, Berkeley, California, USA.
- Hill, M. O. , 1973, The intensity of spatial pattern in plant communities. *Journal of Ecology*, **61**:225-235.
- Jelinski, D. , and J. Wu, 1994, The modifiable areal unit problem and implications for landscape ecology. Page 81 in Proceedings of the Eighth Annual US. Landscape Ecology Symposium, US-IALE, University of Arizona, Tucson, Arizona, USA.
- Kershaw, K. A. , 1957, The use of cover and frequency in the detection of pattern in plant communities. *Ecology* **38**: 291-299.
- Levin, S. A. , 1992, The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, **73**:1943-1967.
- Nellis, M. D. , and J. M. Briggs, 1989, The effect of spatial scale on Konza landscape classification using textural analysis. *Landscape Ecology*, **3**:93-100.
- Openshaw, S. , 1977, Optimal zoning systems for spatial interaction models. *Environment and Planning A*, **9**:169-184.
- Openshaw, S. , 1984, *The Modifiable Areal Unit Problem*. Geo Books, Norwich, England.
- Openshaw, S. , and P. J. Taylor, 1979, A million or so correlation coefficients, Three experiments on the modifiable areal unit problem. Pages 127-144 in N. Wrigley, editor. *Statistical Methods in the Spatial Sciences*. Pion, London, England.
- Openshaw, S. , and P. J. Taylor, 1981, The modifiable areal unit problem. Pages 60-70 in N. Wrigley, and R. J. Bennett, editors. *Quantitative Geography: A British View*. Routledge and Kegan Paul, London, England.
- Putman, S. H. , and S.-H. Chung, 1989, Effects of spatial systems design on spatial interaction models. 1: The spatial definition problem. *Environment and Planning A*, **21**:27-46.
- Qi, Y. , and J. Wu. A comparative study of landscape patterns using spatial autocorrelation indices: the scale effect. (in review)
- Robinson, A. H. , 1950, Ecological correlation and the behaviour of individuals. *American Sociological Review*, **15**: 351-357.
- Sammons, R. , 1979, Zone definition in spatial modelling. Pages 77-100 in B. Goodall, and A. Kirby, editors. *Resources and Planning*. Pergamon, Oxford, England.
- Taylor, P. J. , and R. J. Johnston, 1979, *Geography of Elections*. Penguin, Harmondsworth.
- Tobler, W. R. , 1989, Frame independent spatial analysis. Pages 115-122 in M. F. Goodchild, and S. Gopal, editors. *Accuracy of Spatial Databases*, Taylor and Francis, London, England.
- Townshend, J. R. G. and C. O. Justice, 1990, The spatial variation of vegetation changes at very coarse scales. *International Journal of Remote Sensing*, **11**: 149-157.

- Turner, M. G. , and R. H. Gardner, editors, 1991. *Quantitative Methods in Landscape Ecology*. Springer-Verlage, New York, New York, USA.
- Turner, M. G. , O'Neill, R. V. , Gardner, R. H. , and Milne, B. T. , 1989, Effects of changing spatial scale on the analysis of landscape pattern. *Landscape Ecology*, **3**: 153-162.
- Watt, A. S. , 1947, Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology*, **35**: 1-22.
- Wu, J. , 1992, Detecting spatial patterns: the net-function interpolation. *Coenoses*, **7**(3): 137-143.
- Wu, J. , D. E. Jelinski, and Y. Qi, 1994, Spatial pattern analysis of a boreal forest landscape, scale effects and interpretation. Page 165 in *Proceedings of the VI International Conference for Ecology*, Manchester, England, August 21-26, 1994.
- Wu, J. , and S. A. Levin, 1994, A spatial patch dynamic modeling approach to pattern and process in an annual grassland. *Ecological Monographs*, **64**(4):447-464.
- Wu, J. , and O. L. Loucks. From balance-of-nature to hierarchical patch dynamics: a paradigm shift in ecology. (in review)
- Yule, G. U. , and M. G. Kendall, 1950, *An Introduction to the Theory of Statistics*. Griffin, London, England.
- Woodcock, C. E. , and A. H. Strahler, 1987, The factor of scale in remote sensing. *Remote Sensing of Environment*, **21**: 311-332.

## **PATTERN AND SCALE IN ECOLOGY: THE MODIFIABLE AREAL UNIT PROBLEM**

Wu Jianguo

*(Biological Sciences Center, Desert Research Institute, University of Nevada System)*

*P. O. Box 60220, Reno, NV 89506, USA*

Dennis Jelinski

*(Department of Forestry, Fisheries and Wildlife, University of Nebraska, Lincoln, NE 68583, USA)*

### **Abstract**

In both geography and ecology, the analysis of spatial pattern frequently involves the use of area-based information, albeit from field survey, aerial photography, or remote sensing. While a variety of statistical methods have widely been used, the arbitrary nature in selection of areal units for analysis has been largely neglected in spatial studies in both fields. This is not a trivial matter because the arbitrariness of areal units must be dealt with explicitly in order to adequately understand pattern and process. Variation in choosing the basic spatial unit will have effects on the result of analysis. The results of analysis can be affected not only by the level of aggregation, but also the ways of arrangement of basic areal units at each scale. The problem associated with aggregation has been termed "the modifiable areal unit problem" (MAUP). It is imperative to recognize, and to develop methods to deal with, the problem in ecological studies. Therefore, the objectives of this paper include: (1) to introduce the concept of the modifiable areal unit problem; (2) to elucidate implications of the modifiable areal unit problem for ecology; and (3) to discuss approaches to the modifiable areal unit problem.



# 植物对于水分胁迫的适应性反应 及其生态学意义

高玉葆

(南开大学生物学系 天津 300071)

植物在生长发育过程中可能受到多种环境因子的胁迫,如水分亏缺、高温、低温、强辐射、污染物、机械损伤、病虫害等,其中水分胁迫是最为普遍发生、也是研究得最多的一种环境胁迫。水是植物体的重要组成部分,无论是长时期的干旱还是短时间的的水分亏缺都可能对植物的生长发育施以不同程度的压力。天然降水在空间和时间上的不平衡常常给农业和畜牧业生产带来巨大的影响。据估计全世界可耕地的大约三分之一处于供水不足状态,而其余部分可耕地的作物也因周期性干旱而减产;由水分亏缺造成生产上的损失可能超过由其他原因造成损失的总和(Kramer, 1980)。天然草地和人工草地也常因为年度或季节性缺水而降低其产草量。由于理论和生产实践上的重大意义,植物与水分关系研究已成为植物生态学的一个重要内容,其中植物对水分胁迫的适应性反应问题近年来受到越来越多的关注。本文将简要说明适应性反应的概念,介绍几种重要的适应性反应现象及其可能的机制,并提出进一步研究的问题和任务。

## 一、适应性反应的概念

关于植物的“适应性反应”(adaptive response),比较普遍地被接受的概念是植物在受到某种环境因子的胁迫后所作出的保护性调节反应。这种反应在接受刺激信号后产生,当胁迫撤去后一段时间内即可能消失。在这个意义上它区别于早已广泛使用的“适应”(adaptation)或“适应性”(adaptability)的概念:适应是植物本身结构和功能上的可遗传的饰变,这种饰变可增加植物在一特定环境中存活和繁殖的机率(Kramer, 1980),也就是说是在长期进化过程中形成的相对稳定的特征;而适应性反应是经诱导或刺激在短期内产生的特征,通常在诱导因素去除后是不会保持下来的。

我们知道,植物的性状是由遗传特性和环境的相互作用控制的,但不同性状对于环境因子作出响应的敏感性不同(Kramer, 1980)。如果一个性状对于环境变化不敏感并保持相对稳定,即认为此性状缺乏可塑性或称为表型稳定(phenotypically constant),如肉质植物的贮水组织和角质层加厚,许多旱生植物的低渗透势和耐脱水性。如果一个性状对环境变化反应敏感,则可认为是表型可塑(phenotypically plastic),例如同一种植物生长于向阳和荫蔽处叶子所表现的差别,某些中生植物在受到水分胁迫时发生渗透势的可逆性