

当代科学前沿论丛

NEW FRONTIERS OF SCIENCES

景观生态学

——格局、过程、尺度与等级

邬建国 WU JIANGUO

LANDSCAPE ECOLOGY

PATTERN, PROCESS, SCALE AND HIERARCHY



高等教育出版社
HIGHER EDUCATION PRESS

南京大学国际地球系统科学研究所

讲 座 教 授 丛 书

当代科学前沿论丛

景观生态学

—格局、过程、尺度与等级

邬建国

高等教育出版社

内容简介

本书全面而系统地介绍了现代景观生态学的基本概念、理论、研究方法及应用前景；广泛地综合了国际景观生态学自 20 世纪 80 年代以来的新思想、新理论和新动向，并对景观格局分析和模型方法作了较细致的介绍。作者从两个方面来论述景观生态学：(1)景观生态学作为一门新兴的生态学分支学科，(2)景观生态学作为一个强调格局、过程、尺度和等级相互之间关系的新生态学范式。因此，本书不但介绍了景观生态学的基本研究对象、内容和方法，同时也阐述了景观生态学作为一个新的生态学范式或概念构架如何促进其他学科(如种群、群落、生态系统生态学)的发展。

本书可供生物科学、生态学、环境科学和地球科学以及有关应用学科的研究和教学人员参考，也可作为大学生和研究生的教科书或参考书。

图书在版编目(CIP)数据

景观生态学——格局、过程、尺度与等级/邬建国.
北京：高等教育出版社，2000
(当代科学前沿论丛)
ISBN 7-04-009154-2

I. 景… II. 邬… III. 景观-生态学 IV. Q149

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2000)第 75485 号

景观生态学——格局、过程、尺度与等级
邬建国

出版发行 高等教育出版社

社 址 北京市东城区沙滩后街 55 号

邮政编码 100009

电 话 010—64054588

传 真 010—64014048

网 址 <http://www.hep.edu.cn>

<http://www.hep.com.cn>

经 销 新华书店北京发行所

印 刷 北京民族印刷厂

开 本 787 × 960 1/16

印 张 17.75

版 次 2000 年 12 月第 1 版

字 数 260 000

印 次 2000 年 12 月第 1 次印刷

插 页 3

定 价 38.10 元

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题，请到所购图书销售部门联系调换。

版权所有 侵权必究

《当代科学前沿论丛》专家委员会

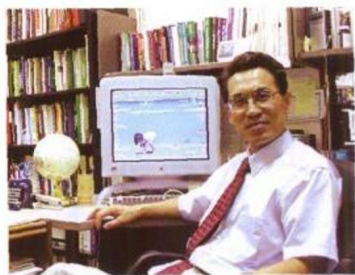
(按姓氏笔画为序)

(国内部分)

王 夔	冯 端	师昌绪	曲钦岳	朱清时
孙 枢	李三立	李大潜	李国杰	杨芙清
吴建屏	邹承鲁	张尧庭	陈 竺	陈佳洱
陈希孺	陈宜瑜	周秀骥	姜伯驹	袁亚湘
钱 易	徐光宪	徐端夫	徐冠华	翟中和
戴立信	戴汝为			

(海外部分)

王中林	文小刚	邓兴旺	田 刚	丛京生
刘 钧	汤 超	许 田	危 岩	严晓海
李 凯	李 明	邱子强	余振苏	范剑青
周午纵	郑元芳	宫 鹏	俞鲁平	袁钧瑛
徐西平	程正迪	鄂维南		



邬建国

1957年生。内蒙古大学学士(1982),美国迈阿密大学硕士和博士(1987, 1991)。康奈尔大学和普林斯顿大学博士后(1991—1993)。现为

亚利桑那州立大学生命科学系副教授。主要研究领域包括景观生态学、生态学模型、理论生态学和城市生态学。发表论文80余篇。主持美国自然科学基金会、美国农业部以及美国国家环保局资助的多项研究项目。美国生态学会亚洲生态学分部主任(1999—2000)。美国景观生态学会2001年年会主席。被收录美国名人录(Who's Who in America)第54版(2000)。《地理信息科学》、《生态学报》、《植物生态学报》和《生态学杂志》编委。内蒙古大学兼职教授,中国科学院植物研究所客座教授。

献 给
中国第一个生态学专业班

(内蒙古大学生物系七七级生态地植物班)

高 玮	燕 玲	王立群	孟慧军
朴顺姬	赵爱芬	翁森红	李燕红
高瑞平	赵 雪	宝力道	呼 和
盖 煜	弓耀明	李忠厚	高玉宝
安卯柱	智瑞年	苏文贵	黄正夫
孙庆国	武 成	李晓军	邬建国

出版者的话

人类创造了科学技术，科学技术推动了人类的文明进程。两者的互动影响，今天已达到了前所未有的程度：人类的经济发展和进步的需要，为科学技术迅猛的创新，提供了强大的动力；科学技术的发展，在急剧地改变着人类的思维方式、学习方式、工作方式、生活方式、娱乐方式。科学技术已成为强大的社会生产力和巨大的社会资本。现在，每个国家，每个地区，甚至每个单位，都把科学技术创新、科学技术转化为生产力作为头等大事，抢占科学技术制高点，以此来提高自己的综合实力。

新中国成立 50 多年特别是改革开放 20 多年来，随着经济的蓬勃发展，科学技术得到了长足的进步，两弹一星、载人飞船、生物工程、信息技术等正在大步追赶国际先进水平。科学技术转化成的强大生产力，对国民经济发展和进步、对增强综合国力产生了重大的影响。

改革开放以来，在中国共产党的“科教兴国”方针的鼓舞下，举国上下，尊重科技，学习科技，普及科技，创新科技，应用科技，发展科技，已蔚然成风。科技结硕果、神州尽彩虹的绚丽画面，正在展示于世人面前。自 16 世纪中叶中国科学技术失去世界领先地位后所形成的中西科学技术的差距，现在正在缩小。重振中华科学技术雄风的序幕已经拉开。

为了能使我国的科学技术水平在不久的将来赶上并达到世界先进水平，我们不仅要自己进行科学技术创新，也要学习世界上一切国家的先进科学技术；不仅要靠国内的科技工作者发展我国的科学技术，还要借助海外学者特别是华人学者的力量。在这种思想的指导下，我们萌生了组织海外学者编写科技前沿丛书的想法。这一想法在海内外学者中引起了强烈的反响：在他们中，有的出谋献策，有的出资开会，有的撰稿，有的审稿，有的愿把稿酬作为基金，……海内外学者的诚言乐行，极大地感染着我们，鼓舞着我们；这一想法得到了教育部陈至立部长和分管我社的周远清副部长的肯定和支持，这增加了我们开展此项工作的决心和信心。根据各方面意见，经过反复研究，最后将丛书定名为《当代科学前沿论丛》。《论丛》是我们献给祖国母亲的 21 世纪的圣礼，企盼我国能在 21 世纪夺回三四百年前失去的科学技术领先的地位。《论丛》如能在推

动我国科学技术进步和“科教兴国”中有所作用，将是我们的最大欣慰。为了做好本《论丛》的出版工作，我们邀请了国内一些著名科学家和在海外工作的部分优秀学者组成《论丛》的专家委员会，帮助筹划、组织和评议《论丛》的出版。随着学科的发展，专家委员会的成员可能会有所变化。我们向一切关心和支持《论丛》出版工作的人士，表示衷心的感谢。由于缺乏经验，《论丛》出版后，编辑出版方面的不足，在所难免，诚望各方指正。

高等教育出版社

2000年6月

序

景观生态学是生态学中近年来发展最快的分支之一。它以在较大的时空尺度上研究生态学问题为特征，在概念框架、理论体系和数量方法上正经历着方兴未艾的发展，在城乡土地利用规划、森林和牧场经营管理、环境和自然保护、旅游设计等方面已获得广泛应用，是生态学研究的重点发展方向之一。

作为一门新兴的学科分支，发展和传播其完整独立的理论体系，无论对学科发展还是实际应用都是十分重要的。邬建国博士是多年潜心于景观生态学研究的年轻学者之一，既涉猎理论和范式研究，又专注景观理论的应用，在国内外一些重要杂志上发表了为数不少的有关方面的文章，尤其在格局、尺度以及等级缀块动态方面有比较独到的研究。他虽在海外留学多年，但非常关心国内生态学的发展，因此出于介绍和传播生态学最新进展这样一种目的，在系统总结当前国际景观生态前沿领域的研究进展的基础上，融入自己的研究成果，撰成了体系较为完整的《景观生态学——格局、过程、尺度与等级》一书，并以中文出版，相信这对国内景观生态学研究是意义匪浅的，将有效地促进我国景观生态学研究和应用的发展。



中国科学院院士

1999年12月于北京

写在前面

《南京大学国际地球系统科学研究所讲座教授丛书》的由来

1999年4月，在华盛顿中国大使馆教育处举办的一次旅美华人教授聚会上，大家谈论起国内高等教育存在的问题。从事信息技术和生物技术的几位教授一致认为国内教材需要更新。由于对最新科技信息了解较多，海外学者可以在这方面起重要作用。然而，要使大学生和研究生教材上一个台阶不是靠从海外找少数几个人就能解决的，而是需要广大华人学者一起努力，开班研讨，出版教材，方可达到目的。可是，海外的学者大都很忙，又对是否有相关机制和渠道有效利用短期回国工作的机会，根据国内需求，开展教材编写尚缺少了解。我很高兴地告诉在座的学者们，在地理信息系统和遥感新技术领域，中国海外地理信息系统协会(CPGIS)以及活跃于国际遥感界的不少华人学者，从1995年已开始利用各种机会，逐步开展这项工作了。我们利用国家科技部863计划、教育部春晖计划、国家自然科学基金委的海外学者回国短期工作计划等资助，每年回国举办研讨班、学术讲座和开展科研活动。当时我们从事地学研究的一些同行正通过电脑网络商讨如何使这项工作持续开展下去。

1999年6月，我们在南京大学举办了为期9天的“遥感科学进展及其在地球科学中的应用”高级研讨班。共有14位专程从美、加、法三国回国的海外学人主讲。讲课之余，话题又回到如何持续开展这类短期回国的工作上。大家认为有必要成立一个国际性的研究中心，挂靠在国内适当的单位。中心由海内外学者组成，共同研究中国的环境、资源以及相关的地学问题，其中，全球变化被列为优先发展的研究领域。要开展全球变化研究必须建立一支强有力的以地球科学为主，以数理、生化、信息技术和社会经济科学为辅的多学科研究队伍。研究中心的目标是推动我国资源环境和地学的研究水平，为国家培养一流科研人才。另一具体目标是挑选海外优秀学者回国应聘为中心“讲座教授”，以便于更系统、深化地开班授课。讲座教授的第二项任务是就讲授内容编写教材。这些想法得到了南京大学蒋树声校长、陈骏副校长以及科研处、大气科学系、城市与资源学系、地球科学系、环境科学系、生命科学学院有关老师的支

持。趁办班之际，我们走访了教育部、科技部、中国科学院和国家自然科学基金委，得到了有关领导的重视。南京大学对我们成立研究中心之事也非常重视，决定利用教育部和江苏省为建设 21 世纪有国际影响的大学的投资，支持我们与校内地学及其他学科的有关教师联合建立对海内外开放的“国际地球系统科学研究所”。《高光谱遥感及其应用》便成了《南京大学国际地球系统科学研究所讲座教授丛书》的第一本。正当我们为丛书寻找出版途径之际，高等教育出版社的张小萍副总编辑邀请我们为该社筹划的，主要由海外学者撰写的《当代科学前沿论丛》撰稿。几经商榷，高教社决定为我们组稿活动提供支持。可谓《南京大学国际地球系统科学研究所讲座教授丛书》的出版占尽天时、地利、人和之先机。

我们的困惑及面临的挑战

纵观著名大学的教师，其职责有三。一是从事科研，成为某一学科的权威（科学家的身份），能对学科发展做出较准确的预测并对新方法和科学发现做出合理评价（评审家的身份）。二是传授学生本门学科的基本概念和原理，乃至对最新的理论和方法作出评述，使本门学科得以生生不息，繁衍发展（教师的身份）。三是投身社会，为科学应用、服务人类作出贡献（社会活动家）。遗憾的是，越来越多的大学教师连做到前两点都越来越难。原因何在呢？

20 世纪最后 20 年，信息技术的爆炸性发展给几乎所有人的生活带来了不同程度的便利。有人断言这次信息技术革命给人类社会带来的影响将超过工业革命。它在给不少信息业者和股民带来财富的同时，也使许多人不知所措。许多人因技术落后而被淘汰，学校的实验室因电脑的更新换代，不断弃置旧机器而犯愁，大学教师对追踪变化多端的新软件感到力不从心。我仍然记得在卡尔加里大学教工程制图课时，因不熟悉电脑图形设计软件而带来的窘境。人类对金钱和物质财富无休止的追逐，使得对决定生产力发展水平的科学技术的竞争空前激烈。要想在激烈的现代社会竞争中夺得先机，就不能仅望着知识的海洋兴叹，而必须不断地学习。

然而，科学技术这把双刃剑在给人类征服自然带来无穷力量的同时，又会由于运用不当而给人们带来灾难。古老的巴比伦文化和玛雅文化的消失或许只可部分地归咎于人类对局部自然环境的过度利用。但是现代文明已经影响到整个人类的全部家园。环境污染、水土流失、气候变化乃至全球变化，无一不是滥用技术、片面追求经济发展所致。在许多人眼里，发展科学就是为了发展经济，以便于更多更快地赚取金钱。对这些建立在环境恶化的基础上的行为，我

们不禁要问，难道这就是人类的追求，历史的必然？我们不断地反思，除了感到身不由己而随波逐流的无奈之外，还应做些什么？在没有得到这些问题的答案之前，我们是否应去做洪水到来之前修整河堤的人？只有深挖沟，才不致于洪水泛滥。如果洪水太多，我们能够决定何处可淹。在这金钱驱动、商品横行的经济时代，我们是否只有走在经济洪流之前才可争取主动？

关于本书

作为南京大学国际地球系统科学研究所的发起人之一，邬建国教授不仅以杰出的成就、严谨的学风，刻苦钻研的精神著称，同时因参与组织美国景观生态学界的各类活动以及组建留美华人生态学会所付出大量宝贵时间和精力而赢得海内外同行们的尊敬。我有幸于1997年在伯克利认识邬教授，之后又聆听过邬教授在蒙特利尔和伯克利作的关于生态学尺度理论的研究报告，受益良多。由于兴趣类似加上志向相投，因此联络密切。当我们筹划在南京大学国际地球系统科学研究所开办“讲座教授”系列讲座时，邬教授欣然将自己多年不断积累而成的《景观生态学——格局、过程、尺度与等级》书稿投到该论丛，为《南京大学国际地球系统科学研究所讲座教授丛书》添了一道重彩。他本人将于2001年在南京大学就景观生态学的理论、方法与应用亲自做系统讲解。我们衷心感谢邬教授为祖国生态科学事业的发展所付出的辛勤劳动。愿更多的海外同行参与南京大学国际地球系统科学研究所讲座教授活动！

南京大学国际地球系统科学研究所所长

宫 鹏

2000年9月9日

于美国伯克利加州大学

前 言

景观生态学是现代生态学中内容最丰富、发展最快、影响最广泛的学科之一。景观生态学不但是一门新兴学科，而且代表了集多方位现代生态学理论和实践为一体的、突出格局-过程-尺度-等级观点的一个新生态学范式。虽然“景观生态学”一词早在1939年就已提出，但直到20世纪80年代初，它才开始发展成为一门相对独立、渐为国际学术界公认的生态学分支学科。作为一门新兴学科，景观生态学的发展既令人振奋，又时而使人惑然。令人振奋的是其在理论、方法和应用方面的发展之快、之广；使人惑然的是从一些专著和论文来看，景观生态学家似乎连什么是“景观”都未形成一个统一的定义！既然研究对象不详，其研究内容也只能是不乏争议。然而，若对景观生态学的历史、发展和现状做一个全面而系统的考查，什么是景观(和景观生态学)的答案就变得显而易见了。这个问题的答案不是基于某一个学者如何定义它，而是要看大多数景观生态学家是如何处理的：他们的具体研究对象是什么？他们研究的时空尺度是什么？他们所提出的研究问题有何特征？他们是如何来回答这些问题或检验科学假设的？所有这些都与其他生态学科有何不同？这正是本书的出发点，也是其目的，即较准确、全面地反映现代景观生态学的主要概念、理论、方法及应用。当然，科学应该是完全客观的，但科学家却难免有片面主观之时。在撰写这本书的过程中，我虽然力求客观、准确，但在一定程度上肯定还是更多地反映了我自己对景观生态学的整体看法以及在某些方面的特殊兴趣。

自 Naveh 和 Lieberman (1984) 的《Landscape Ecology: Theory and Application》一书出版以来，已有十几本景观生态学英文著作问世；中文著作我也欣然耳闻目睹过数本。不同的书往往强调景观生态学的不同方面，在内容和风格上也有显然差别。不少已出版的景观生态学著作内容丰富、实例不乏。然而，大多数已出版的著作缺乏对景观生态学的理论和定量研究方法的较系统和全面的阐述。在我从事景观生态学研究的十几年中，听到不少对该学科的议论：不少人以为景观生态学无非就是“景观大尺度”上的生态学；它的新意何在？也有人以为景观生态学不外乎就是算算一系列格局指数，或把枯燥而庞杂的数据

输入计算机中，然后转变成漂亮而易懂的图形，或从遥远之处观察“无生物”地理区域的轮廓和形态；其生态学意义何在？这两种看法似属片面而浮浅，二者皆非也。我希望这本书能够帮助读者理解究竟什么是景观生态学，其主要概念、理论和方法，它与其他生态学研究的联系和不同，以及它的理论和实用价值。为此，本书的重点是基本概念和理论、数量分析和模型方法以及景观生态学应用的原理和特点。对于那些寻找有关世界上某个具体景观信息的读者来说，这本书必然会使他们大失所望；但我希望，那些对生态科学的现在和将来充满好奇心、热情或信心的读者能为书中的内容和思想而略感振奋。

该书是以我的名义出版的，但其中的知识是许许多多景观生态学家共享的。我在生态学方面所取得的微略成就首先应该归功于我在大学时期的老师们，特别是李博、刘钟龄、雍世鹏、曾泗弟和孙鸿良诸位教授。在内蒙古大学就读期间，有幸聆听阳含熙教授(数学生态学)、陈昌笃教授(生态系统生态学)和周纪伦教授(种群生态学)为我们生态学专业班作的特邀专题讲座，受益良多，影响深远。当然，我应该感谢我的研究生导师 John L. Vankat 教授，博士后导师 Simon A. Levin 教授，以及近 10 年来与我频繁合作和交流的益友良师 Orie L. Loucks 教授、Steward T. A. Pickett 博士、James F. Reynolds 教授以及 Robert V. O'Neill 博士。他们，尤其是 Orie 和 Simon，对我近 10 年来的研究有极重要的影响。

本书的最初构思始于 1996 年春，即我在亚利桑那州立大学生命科学系第一次讲授“景观生态学”之时。它能够今天与读者见面是与许多同行和朋友们的的大力帮助和鼓励分不开的。没有他们的热情协作，恐怕这本书还是我的“梦中楼阁”。我感谢近年来在我实验室工作过的几位中国访问学者和研究人员：申卫军、任海、刘元波、张利全、赵成义、常学礼和江明喜诸位先生，他们先后在不同程度上对该书的撰写有所帮助。我在亚利桑那州立大学的几位研究生，尤其是 Matt Luck, Darrel Jenerette 和 John “EBo” David，同我一起参与了本书引用的一些有关格局分析和模型方面的研究。本书初稿打印和校正主要是由申卫军先生完成的，任海、张利全和刘元波诸位也做了许多工作。Cindy Overton 女士不辞辛劳从茫茫的字海中整理出数百篇书中引用的英文文献。李哈滨博士和何芳良博士仔细审阅了有关景观生态学概念、理论、格局分析和模型等章节，提出了宝贵建议；在此我向两位朋友表示由衷的感谢。

本书能够顺利出版还多亏宫鹏教授和高等教育出版社张小萍副总编辑和李冰祥博士的大力支持。对李冰祥博士和张小萍副总编辑在出版期间所提供的方便和帮助，作者深表谢意。此外，我要特别感谢阳含熙院士为本书欣然加序，

以及先生多年来的不断鼓励。最后，我感谢我夫人高玮、儿子邬桐和女儿邬杉——他们对我多年来无休止地加班加点的忍耐和理解是极其宝贵的，而他们给予我的能量和欢乐更是无法度量的。

虽然人称写前言是件快事，但也得有个结尾。在结束前言之时，我应该说明3点：第一，由于我长期以来在美国工作，虽然一直保持和国内生态学同行的合作和交流，并也尽量留意国内有关文献，但毕竟有限。因此，在引用文献方面不免会偏重于北美，而对欧洲和国内的有关研究可能有所忽视。第二，尽管诸位女士和先生们对该书做出了许多贡献，但书中若有谬误，皆属作者本人负责。第三，由于时间仓促、作者能力有限，书中不免会有欠妥之处，我诚请读者不吝斧正。

邬建国

2000年7月22日

于美国凤凰城亚利桑那州立大学

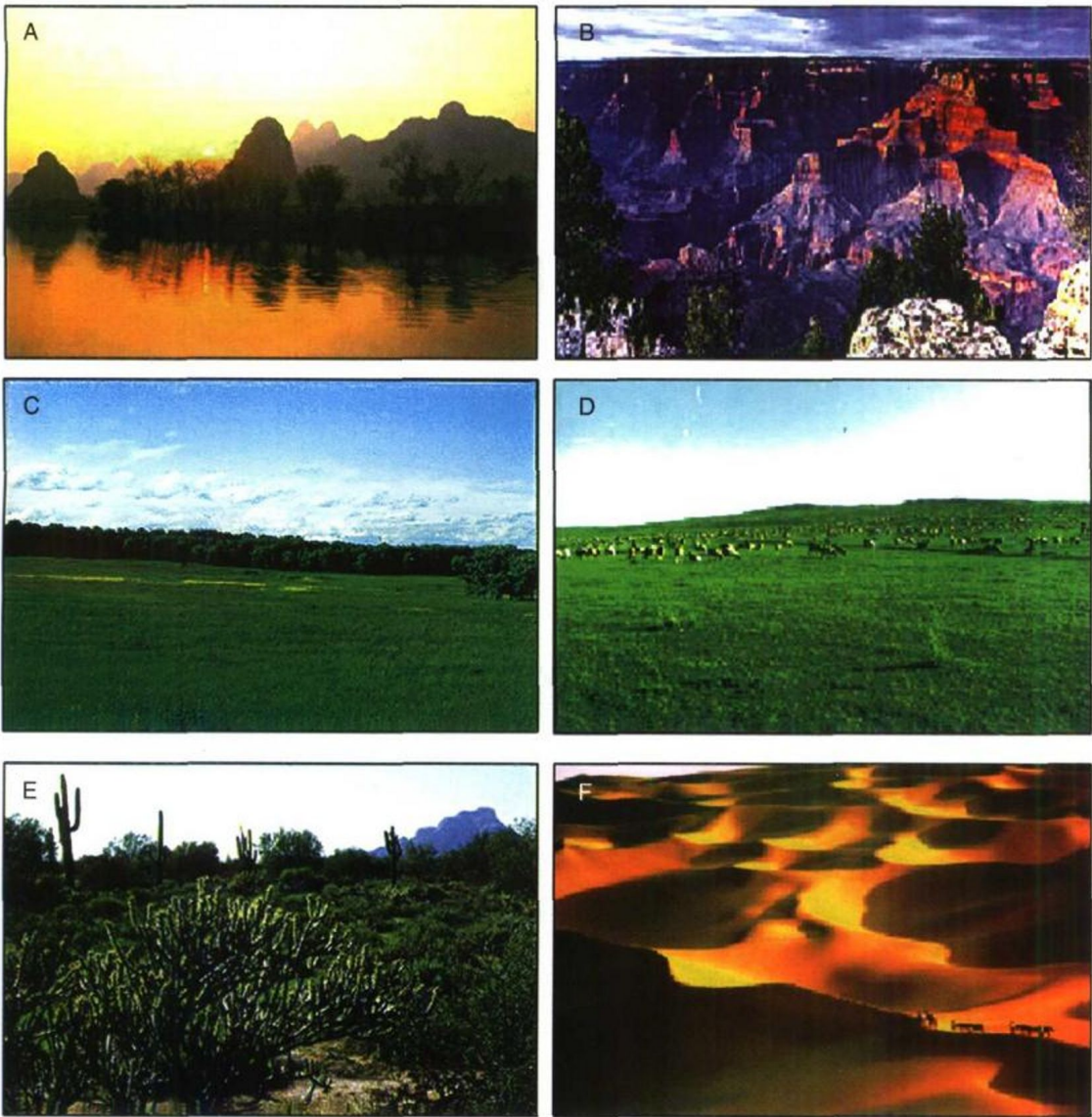


图 1.1 常见的宏观景观举例

景观的定义有多种表述,常指这些人们通常所熟悉的宏观景观。A. 桂林山水景观; B. 位于美国亚利桑那州的大峡谷景观; C. 美国威斯康辛大学 Curtis 草地景观; D. 内蒙古草原景观; E. 北美的 Sonoran 荒漠景观; F. 亚洲温带荒漠景观一角

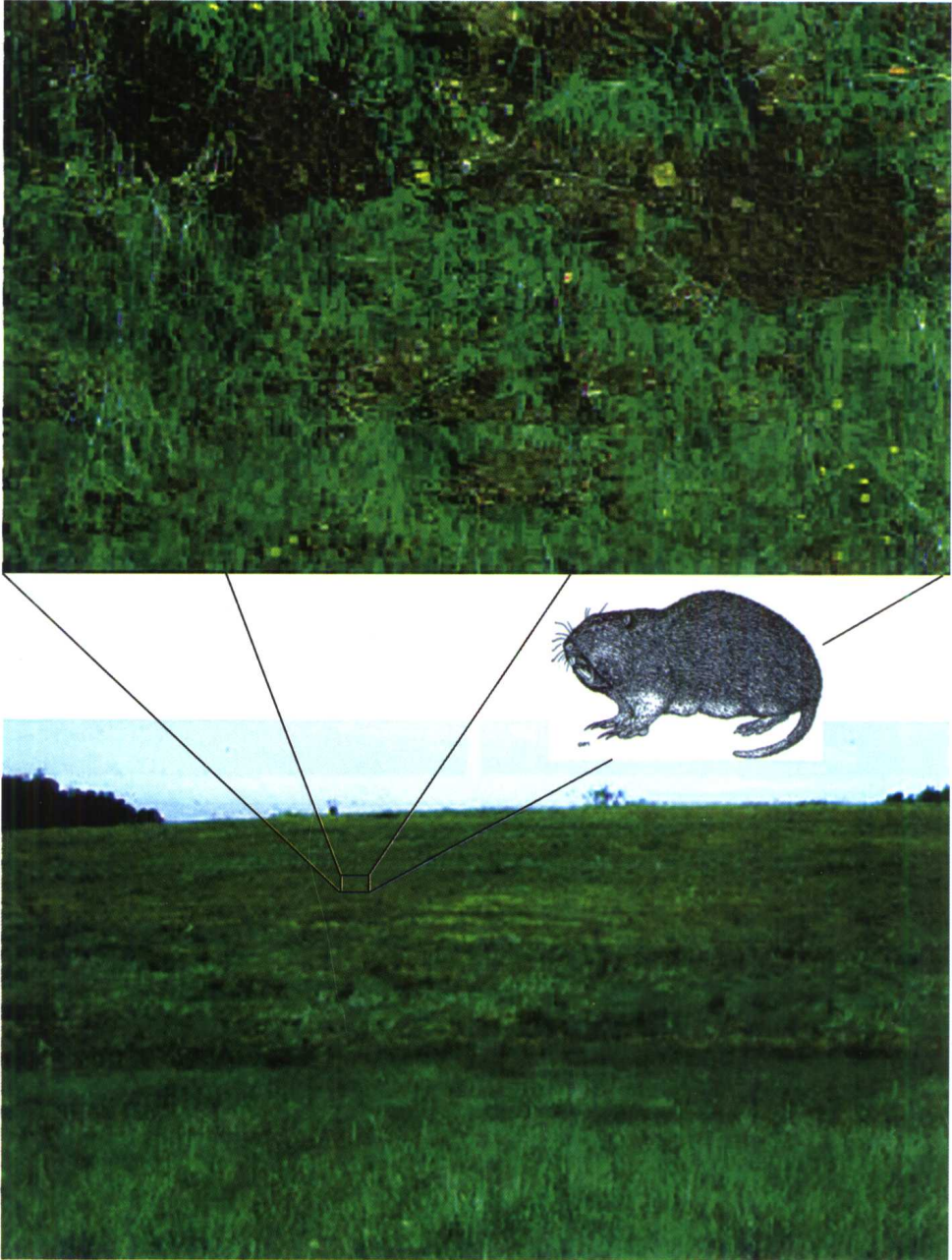


图 6.10 位于加州斯坦福大学 Jasper Ridge 生物保护区的蛇纹岩草地
上图中的深色处表示地鼠新掘的土丘