中性景观模型在景观生态学中的应用和发展*

伍海峰[1,2] 李月辉[1**] 李娜娜[1,2]

([1]中国科学院沈阳应用生态研究所, 沈阳 110016; [2]中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘 要 中性景观模型可以模拟产生大量具有相似统计特征而不包含特定生态过程或自然地理过程的格局,为研究真实景观提供一个参照系统,在大范围景观格局变化研究等方面提供便利。目前,中性景观模型成为景观生态学研究的一种重要方法和手段,已成功应用于检验现有景观指数并发展新的景观指数、景观格局对种群动态影响和干扰过程研究等多个领域。本文介绍了中性景观模型的产生、内涵和类型,阐述了中性景观模型在景观生态学中的应用。同时,展望了中型景观模型研究的发展方向:模型类型趋于多样化,结构趋于复杂化,着重模型模拟结果的验证,以及随着景观生态学理论和实践的发展、结合中性景观模型和景观生态学研究方法,深入地应用于格局和过程两者之间关系的研究。

关键词 中性景观模型; 景观生态学; 格局; 生态过程

中图分类号 Q149 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2012)12-3241-06

Neutral landscape models in landscape ecology: Application and development. WU Hai-feng[1,2], LI Yue-hui[1**], LI Na-na[1,2] ([1] *Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang* 110016, *China*; [2] *Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100049, *China*). *Chinese Journal of Ecology*, 2012, **31**(12): 3241-3246.

Abstract: Neutral landscape models (NLMs) can be served as one of the important tools in landscape ecology to generate a series of patterns with similar statistic characteristics while neglecting specific ecological or physical geographical processes, providing a reference for exploring real landscape pattern. Recently, NLMs have become an increasingly important role in landscape ecology, and have been used in creating and calibrating landscape metrics and in investigating the effects of landscape patterns on population dynamics and the disturbance processes. This paper reviewed the origin, connotation, and development of NLMs, elaborated on the application of NLMs. Tthe further research should aim, to improve the complexity in the structure of NLMs for examining various real landscapes, to validate the simulation results of NLMs, and to explore the interactions between landscape pattern and processes by incorporating NLMs with other existing research methods in landscape ecology.

Key words: neutral landscape model; landscape ecology; pattern; ecological process.

20 世纪 80 年代,Caswell(1976)将中性模型(neutral model)定义为可以产生预期格局并用于检验真实格局的模型,并将其用于群落结构研究。在 1986 年的戈登会议上,Stauffer 和 Aharony(1991)将渗透理论(percolation theory)引入到景观格局研究,景观生态学家们发现该理论非常适于研究景观生态学的核心理论——景观格局与过程之间的关系。20 世纪 90 年代,Gardner 等(1987)以渗透理论为基础建立了一个简单的中性模型,用以研究生境丰富度的变化对空间格局的影响,并第一次提出中性景观模型的概念,即“不包含地形变化、空间聚集性、干扰历史和其他生态学过程及其影响的模型”。自此,中性模型和渗透理论相结合产生的中性景观模型,为景观生态学研究提供了一种新的方法。中性景观模型作为一种零假设模型,通过产生大量具有相似统计特征而不包含特定生态过程或自然地理过程的格局,为研究景观格局与过程之间的相互关系提供参照系统。目前,中性景观模型已被广泛应用于研究景观指数、种群动态以及探索景观格局对生

*国家自然科学基金项目(41271201 和 31070422)和中国科学院战略性先导科技专项(XDA05050201)资助。

**通讯作者 E-mail: liyh@iae.ac.cn

收稿日期: 2012-07-09 接受日期: 2012-10-03

态过程的影响等。

中性景观模型的研究起源于北美,当前在该地区的研究与应用也较多。国内对中性景观模型的研究始于2000年之后,其理论和应用研究还较少,仅在中性景观模型与真实景观的一致性(王绪高等, 2004; 于万辉和张玉红, 2010)、景观指数评价(陈文波等, 2002; 李秀珍等, 2004)和生物入侵(王雅男等, 2007; 刘会玉等, 2011)等方面有一定的应用。本文基于当前中性景观模型的研究成果,阐述了中性景观模型的产生、内涵和类型及其在景观生态学中的应用,并展望了其未来的发展方向。

1 中性景观模型的产生、内涵和类型

1.1 中性景观模型的产生

理论上,科学研究要经历提出问题假设、检验假设的过程,并且其研究结果能够经得起重复性试验(Hargrove & Pickering, 1992)。景观生态学研究中,由于多因素影响造成的景观唯一性以及研究对象的时空尺度较大等原因,使得试验难以重复。中性景观模型能够在不考虑景观过程的情况下产生一系列具有相似统计性特征的景观格局,为景观生态学格局研究的重复试验提供理论支持,成为研究景观格局与过程相互关系的有效工具。

1.2 中性景观模型的内涵

Gardner等(1987)将中性景观模型定义为,"不包含地形变化、空间聚集性、干扰历史和其他生态过程及其影响的模型"。With和King(1997)认为,中性景观模型指生态学零模型或描述景观格局的中性模型。目前,国内较为认同中性景观模型指不包含任何具体生态学过程或机理的、只产生数学上或统计学所期望的时间或空间格局的模型(李博等, 2000)。由于中性景观模型起源于中性模型,也有学者将其称为景观中性模型(陈文波等, 2002; 刘会玉等, 2011)。综上,中性景观模型是能够产生中性景观的模型,中性景观则是指不包含任何生态过程或者机理的虚拟景观。

1.3 中性景观模型的类型

中性景观模型能够模拟产生不包含生态过程或机理的格局,其最终目的是为研究真实景观而服务。然而,在真实景观中,各景观要素的空间结构各不相同,各景观的功能也存在差异,因此根据不同结构景观及研究目的,学者们发展出以下3种主要的中性景观模型。

1.3.1 随机中性景观模型 随机中性景观模型是最早、最简单的中性景观模型,不考虑任何结构和过程,将景观中各单元随机地选取为目标类地表覆盖类型和非目标类地表覆盖类型,即对一个二维栅格图中的单元格随机赋值为0和1,1表示目标类,而0代表非目标类(Turner *et al.*, 2001)。具体应用时,对目标类所占面积比例P赋值即可产生所需的随机中性景观格局。

1.3.2 等级中性景观模型 随着研究区空间范围的扩大,景观格局特征往往会发生变化(O'Neill *et al.*, 1991),在不同的空间尺度上表现出不同的景观格局特征,即景观格局等级结构。简单的随机中性景观不具有等级结构,因此学者们发展了等级中性景观模型。

等级结构景观具有尺度依赖性,可以通过递归过程产生(O'Neill *et al.*, 1992)。确定所模拟景观格局的尺度水平后,在每一个尺度上连续地产生随机图。模型的控制参数包括等级水平 L,景观范围大小 m_i 和各地表覆盖类型所占比例 P_i。

1.3.3 分形中性景观模型 绝大多数真实景观是由多种地表覆盖类型构成,且随环境梯度而变化的地表覆盖类型之间往往会表现出很强的自相关性。随机、等级中性景观模型不能表示这种自相关性格局。因此,需要一个更为复杂的中性景观模型模拟此类格局,而基于分形理论的中性景观模型能够满足这种要求。

连续、自相关变化的分形景观格局均可通过分形布朗运动来产生(Turner *et al.*, 2001)。分形布朗运动的分形维度受方差 σ^2 以及自相关性 H 的影响:通过控制 H 值,产生一幅地形图,然后将图中每种类型都划分开来,按顺序赋值到每种类型单元,这样就形成了一幅分形景观格局图。该过程受景观尺寸 M,自相关性 H,地表覆盖类型 n 和各类型所占面积比例 P_i 等参数的控制。分形中性景观格局还可以通过谱综合的方法产生,Chipperfield等(2011)认为,分形布朗运动的方法不能产生具有任意维度中性景观,谱综合方法产生的中性景观格局则可以解决这个问题。

2 中性景观模型的应用模型

2.1 RULE

RULE是美国橡树岭实验室开发的一款基于DOS系统运行的中性景观模型(Gardner *et al.*,

1987; Gardner, 1999),它可以产生多种类型的格局,包括上述的简单随机格局、等级格局和分形景观格局。对 RULE 模型一系列的参数(概率 P,等级尺度 L,聚集度 H)赋值,选取相应的邻域规则,在保持各类型面积的所占比例不变的情况下,可以产生大量更加接近真实景观的景观格局。

目前,RULE 模型更新版本为 Qrule,它对原有版本做了多处改进,如:输出数据的格式的改进,增加了统计数据文件(Gardner & Urban, 2007),以及运用 R 软件对数据结果进行图解等,应用也更为广泛。

2.2 SIMMAP

SIMMAP 是由西班牙莱达大学的 Saura 和 Martínez-Millán (2000, 2001)开发的一种中性景观模型,该模型基于 Windows 可视化界面,只需设置必要的参数值,即可快速得到期望的景观格局图。通过对模型参数(包括初始概率(p),类型数目(n)和比例(%),格局的线性尺寸(L),最小地图单元(m),邻域规则(N)赋值,可以生成不同图幅大小、不同聚集程度的(P<0.592)、且各类型面积所占比例一致的随机格局。

2.3 FLOSS (The Fragmented Land Ownership Spatial Simulator)

FLOSS 模型,即森林土地所有制空间模型,是由 Ko 等(2006)为描述森林所有制格局变化而发展的一种中性景观模型,是当前发展的具有代表性的应用模型之一。

由于森林所有权不同,形成相应的森林所有制格局可能在聚集度水平、破碎化程度以及形状特征上各不相同,现有的中性景观模型不能产生"真实"的森林所有制格局。基于以上原因,Ko 等(2006)开发了 FLOSS 模型,该模型基于栅格单元,以递归算法来产生森林所有制格局。模型参数文件包括斑块编号、斑块大小(即该斑块类型的栅格数量)和斑块数量等。

3 中性景观模型的应用

3.1 发展和评价景观指数

景观指数指能够浓缩景观格局信息,反映其结构组成和空间配置某些方面特征的简单定量指标(邬建国, 2000),是描述景观格局的重要方法之一。目前,已有很多空间指数和统计数值用于描述景观格局(O′Neill *et al.*, 1988; Gustafson & Parker, 1992; 陈文波等, 2002)。

中性景观模型可以重复产生大量具有相似统计特征的格局,这些模拟格局是产生新的空间指数以及检验空间指数实用性的有力用具。Messina 等(2007)利用中性景观模型研究方法,提出 DFN(deviation from neutral)指数,认为相对于其他格局指数,DFN 能够更好地应用于景观之间的比较。李秀珍等(2004)通过中性景观模型产生一系列景观格局,评价多种景观指数的实用性和局限性,指出大部分指数所指示的格局特征往往是不全面的,即它们只对格局系列中个别因子的变化敏感,而对另一些因子的变化反应迟钝;即使是某些表现较好的指标,如:总斑块数目、平均斑块大小、总边界密度、分维数、蔓延度和聚集度,也各有其局限性且存在冗余。He 等(2000)运用中性景观模型产生的多种景观格局对聚集度指数(aggregation index, AI)进行检验,结果发现,AI 能够很好的描述空间聚集度,在类型水平上比聚集度指数(contagion index, CI)更为精确。申卫军等(2003)用 SIMMAP 模拟产生的 27 种模拟景观和 2 种真实景观,对 18 种常用景观指数的尺度效应进行了系统地分析,结果发现,这些景观指数随空间粒度的增大主要表现出 3 种变化趋势,单调减少、非单调减少以及增加。Ritters 等(2009)用 RULE 模型产生随机中性景观和分形中性景观,对分形中性景观格局的 MSPA(morphological spatial pattern analysis)指数进行分析,并将之与随机中性景观的阈值相比较。

利用中性景观模型产生的系列景观格局,可以评估景观格局的综合特征。如,Watts 和 Griffiths (2004)运用中性景观模型模拟不同覆盖程度的森林景观格局,计算其结构连通性。Ferrari 等(2007)模拟具有不同栖息地面积和构型的分形中性景观格局,计算其图形直径指数(graph diameter index)和一个基于面积的指数(an area-based index),用以评价景观连通性。

3.2 探索景观格局对种群动态的影响

3.2.1 研究种群的空间分布 中性景观模型可以模拟不同适宜生境面积比例的景观格局,从而获得物种的潜在空间分布格局。Milne (1992)运用分形景观模型模拟了不同尺度上资源和物种生境的分布状况。With 和 Pavuk(2011)等运用分形中性模型产生不同破碎化程度的景观格局,分析了栖息地面积减少和栖息地破碎化对节肢动物群落丰富度的影

响,结果发现,前者的影响更大。Kramer-Schadt 等(2011)运用分形中性景观模型模拟不同破碎化程度的景观格局,研究了景观连通性对物种定植的影响;Le Ber 等(2009)用中性景观模型研究农业景观格局中的基因流;Chave 和 Norden (2007)等运用中性景观模型产生不同破碎化程度的景观格局,发现景观破碎化使物种多样性降低,并认为这种现象主要由复合种群的缓冲效应所致。

3.2.2 模拟种群灭绝的阈值 在生态系统中,大多数生态过程都有临界反应(Green, 1994),其临界点即为阈值,在阈值处格局或者过程会发生根本的变化。在中性景观模型中,当前所研究的目标地表覆盖类型所占的比例可以记为 $P(0 \leqslant P \leqslant 1)$,阈值点记为 P_c。在 P_c 两端,景观格局会发生极大的变化,$P>P_c$ 时,随着 P 值的增大,格局中的最大斑块面积增长速度增快。阈值受景观内部结构和临域规则的影响,对于随机中性景观而言,随着临域范围的增大阈值逐渐减小,等级中性景观的阈值受等级水平的影响,等级越高阈值越小。With 和 Crist (1995)认为,景观结构的阈值对种群的结构、动态有很大影响。Turner 等(1989)运用中性景观模型识别景观的格局、干扰传播以及生物有机体的阈值。

运用中性景观模型可以对具有相似栖息地特征和生活史特征而扩散能力不同的物种的运动进行模拟,进而判断物种对栖息地丧失或土地利用变化的敏感性,有助于合理管理土地和保护动物栖息地(Hansen & Urban, 1992)。如,热带雨林中某些物种生境面积需求较大、迁徙能力有限,对森林采伐十分敏感,其适宜栖息地的丧失速率比周围环境的丧失速率快的多,运用中性景观模型模拟栖息地变化对这些种群空间分布及其存亡的影响(Dale *et al.*, 1994),判断这些物种对环境变化的敏感性,从而可以采取合理有效的保护措施。此外,结合中性景观模型方法和复合种群模型,还可以预测不同土地利用预案下物种灭绝的阈值(Lande, 1987)。

3.3 研究干扰传播

干扰是景观中的重要生态过程之一,对景观的结构和功能有重要的影响,研究干扰过程有助于理解景观格局与过程的相互关系。中性景观模型通过产生各种不同面积比例以及不同临域规则的景观格局,可有效地研究干扰过程。Turner 等(1989)运用中性景观模型研究了异质景观中干扰传播速率。Zaccarelli 等(2008)以随机、分形和等级中性景观模型模拟了干扰的轨迹,作为真实景观的参考。

火是生态系统重要的干扰因子,是自然景观的重要影响因素,对自然景观的形成与变化起关键的作用,中性景观模型在模拟火机制中也有诸多的应用。如:McKenzie 等(2006)运用中性景观模型对自然条件下火烧格局进行模拟,以研究低烈度火烧的限制因子。Miranda 等(2009)以中性景观模型模拟产生的火烧格局为基准,评价了火烧模型 FARSITE 所产生火烧格局。Kennedy 和 McKenzie(2010)以中性景观模型模拟了火烧格局的历史动态,分析了地表火与林冠火的相对贡献率。

4 中性景观模型的发展方向

4.1 类型的多样化与结构的复杂化

中性景观模型从简单的随机中性模型发展到较为复杂的等级模型和分形景观模型,而后发展出模拟其他类型景观的中性景观模型,如规则的点分布(Adler & Nuernberger, 1994)、正弦分布(Milne, 1992)和梯度渗透分布中性景观模型(Milne *et al.*, 1996)等,模型类型的扩展能够满足不同目标景观的模拟需求,是模型发展的一个方向。

从模型结构看,大多数中性景观模型以栅格为基本单元,近年来有学者发展出其他类型基本单元的中性景观模型,例如,Gaucherel 及其同事(Gaucherel *et al.*, 2006; Gaucherel, 2008)设计了以多边形为基本单元的中性景观模型,这种中性景观模型能更好地适应于某些研究,为今后中性景观模型的发展提供了新的思路。

4.2 着重于生态过程研究与结合生态学研究方法

景观格局与过程的关系是景观生态学的核心理论之一,中性景观模型在发展初期限于格局研究,如验证景观指数等;随着景观生态学的发展,在景观格局和过程关系研究中已成为有力的工具,成功地应用于研究景观破碎化对种群动态影响以及干扰过程等。此外,中性景观模型在生物入侵中的应用也是一个重要关注点,刘会玉等(2011)基于竞争-扩散均衡机制,考虑了外来种的不同竞争力,结合景观中性模型和元胞自动机模型,模拟了外来种入侵对栖息地丧失和破碎化等景观特征变化的响应。

中性景观模型本身作为一种重要的景观生态学研究方法,广泛的应用于景观格局和过程研究,随着学科研究的深入,已逐渐与其他模型结合应用。中性景观模型与元胞自动机模型的结合能够应用于生

物入侵的评价(王雅男等, 2007;刘会玉等, 2011);也有学者以中性景观模型产生的景观格局,运用空间显性种群模型评价物种定植成功的可能性(Kramer-Schadt, 2011)。结合其他的生态学模型,中性景观模型可以更好地应用于生态过程的研究。

GIS 是景观生态学研究的重要工具和方法之一,其处理的数据的基本单位包含栅格单元,中性景观模型同是基于栅格单元,因此可以融合 GIS 进行计算,借助于 GIS 的强大处理能力以及功能的全面性,中性景观模型可以在景观生态学研究中发挥更强大的作用。

4.3 中性景观模型模拟结果的验证

中性景观模型作为一种研究手段正逐渐被广泛应用于景观生态学研究中,但对其模拟结果的检验研究尚少。将实验数据与模拟数据拟合,其拟合程度有些能够通过检验,但有些却相差较大。Lavorel 等(1994)实验发现,在地中海地区的撂荒地中,植物多样性与等级中性景观模型模拟格局所计算出的植物多样性的结果一致。With 和 Crist(1995)利用随机中性模型模拟 2 种蚂蚱的空间分布,其模拟结果与真实景观中蚱蜢的分布相符合。然而,Wiens(1996)运用中性景观模型模拟拟步甲科昆虫的栖息地空间格局,然后以模拟的空间格局分布进行试验,发现当适宜栖息地的比例低于 20% 时,甲虫种群的运动行为发生突变,这与中性景观模型的理论数据相差甚远。王绪高等(2004)用 RULE 和 SIMMAP 模型产生的模拟格局与真实景观格局相比较,结果表明,中性景观模型只能在一定范围内代替真实景观,而不能完全取代之。同时,也有学者质疑中性景观模拟结果的有效性,Ricotta 等(2002)认为,相比于不考虑植被动态以及非生物影响的中性景观模型,潜在自然植被(potential natural vegetation, PNV)能够更好地模拟植被的空间分布。因此,对中性景观模型模拟结果的检验研究仍有待加强。

5 结 语

中性景观模型模拟不包含任何特定的生态过程或自然地理过程的格局。根据模拟所产生景观的空间特征,学者们发展了随机、等级和分形等中性景观模型。目前,常用的基础和应用模型包括 RULE、SIMMAP 和 FLOSS 模型。中性景观模型已广泛应用于发展和验证景观指数、研究种群动态及景观格局与某些生态过程之间的相互关系等,模型类型和结构的扩展可以使中性景观模型适应各种景观的模拟,未来的发展方向是检验中性景观模型的模拟结果以及将其应用于更多的生态过程研究中。中性景观模型在国内的研究、应用还较少,需加强和深入,其应用和发展的深入将为景观生态学研究提供一种便捷有效的方法。

参考文献

陈文波, 肖笃宁, 李秀珍. 2002. 景观指数分类、应用及构建研究. 应用生态学报, **13**(1): 121-125.

李 博, 杨 持, 林 鹏. 2000. 生态学. 北京: 高等教育出版社.

李秀珍, 布仁仓, 常 禹, 等. 2004. 景观格局指标对不同景观格局的反应. 生态学报, **24**(1): 123-134.

刘会玉, 林振山, 齐相真, 等. 2011. 基于景观中性模型的不同竞争力外来种入侵对栖息地毁坏的响应. 生态环境学报, **20**(11): 1638-1646.

申卫军, 邬建国, 林永标, 等. 2003. 空间粒度变化对景观格局分析的影响. 生态学报, **23**(12): 2506-2519.

王绪高, 李秀珍, 贺红士, 等. 2004. 中性景观模型与真实景观的一致性. 应用生态学报, **15**(6): 973-978.

王雅男, 万方浩, 沈文君. 2007. 外来入侵物种的风险评估定量模型及应用. 昆虫学报, **50**(5): 512-520.

邬建国. 2000. 景观生态学: 格局, 过程, 尺度与等级. 北京: 高等教育出版社.

于万辉, 张玉红. 2010. 基于景观中性模型的湿地景观格局模拟. 哈尔滨师范大学(自然科学学报), **26**(5): 77-79.

Adler FR, Nuernberger B. 1994. Persistence in patchy irregular landscapes. *Theoretical Population Biology*, **45**: 41-75.

Caswell H. 1976. Community structure: A neutral model analysis. *Ecological Monographs*, **46**: 327-354.

Chave J, Norden N. 2007. Changes of species diversity in a simulated fragmented neutral landscape. *Ecological Modelling*, **207**: 3-10.

Chipperfield JD, Dytham C, Hovestadt T. 2011. An updated algorithm for the generation of neutral landscapes by spectral synthesis. *PLoS ONE*, 6: e17040. Doi: 10.1371/journal.pone.0017040.

Dale VH, Pearson SM, Offerman HL, *et al*. 1994. Relating patterns of land-use change to faunal biodiversity in the central Amazon. *Conservation Biology*, **8**: 1027-1036.

Ferrari JR, Lookingbill TR, Nell MC. 2007. Two measures of landscape-graph connectivity: Assessment across gradients in area and configuration. *Landscape Ecology*, **22**: 1315-1323.

Gardner RH, Milne BT, Turner MG, *et al*. 1987. Neutral models for the analysis of broad-scale landscape pattern. *Landscape Ecology*, **1**: 19-28.

Gardner RH, Urban DL. 2007. Neutral models for testing landscape hypotheses. *Landscape Ecology*, **22**: 15-29.

Gardner RH. 1999. RULE: A program for the generation of ran-

dom maps and the analysis of spatial patterns// Klopatek JM, Gardner RH, eds. Landscape Ecological Analysis: Issues and Applications. New York: Springer: 280-303.

Gaucherel C, Fleury D, Anclair D, *et al*. 2006. Neutral models for patchy landscapes. *Ecological Modelling*, **197**: 159-170.

Gaucherel C. 2008. Neutral models for polygonal landscapes with linear networks. *Ecological Modelling*, **219**: 39-48.

Green DG. 1994. Simulation studies of connectivity in ecological systems. *Pacific Conservation Biology*, **1**: 194-200.

Gustafson EJ, Parker GR. 1992. Relationships between land cover proportion and indexes of landscape spatial pattern. *Landscape Ecology*, **7**: 101-110.

Hansen AJ, Urban DL. 1992. Avian response to landscape pattern: The role of species' life histories. *Landscape Ecology*, **7**: 163-180.

Hargrove WW, Pickering J. 1992. Pseudoreplication: A sine qua non for regional ecology. *Landscape Ecology*, **6**: 251-258.

He HS, DeZonia BE, Mladenoff DJ. 2000. An aggregation index (*AI*) to quantify spatial patterns of landscapes. *Landscape Ecology*, **15**: 591-601.

Kennedy MC, McKenzie D. 2010. Using a stochastic model and cross-scale analysis to evaluate controls on historical low-severity fire regimes. *Landscape Ecology*, **25**: 1561-1573.

Ko DW, He HS, Larsen DR. 2006. Simulating private land ownership fragmentation in the Missouri Ozarks, USA. *Landscape Ecology*, **21**: 671-686.

Kramer-Schadt S, Kaiser TS, Frank K, *et al*. 2011. Analyzing the effect of stepping stones on target patch colonisation in structured landscapes for Eurasian lynx. *Landscape Ecology*, **26**: 501-513.

Lande R. 1987. Extinction thresholds in demographic models of territorial populations. *American Naturalist*, **130**: 624-635.

Lavorel S, O'Neill RV, Gardner RH. 1994. Spatio-temporal dispersal strategies and annual plant species coexistence in a structured landscape. *Oikos*, **71**: 75-88.

Le Ber F, Lavigne C, Adamczyk K, *et al*. 2009. Neutral modelling of agricultural landscapes by tessellation methods: Application for gene flow simulation. *Ecological Modelling*, **220**: 3536-3545.

McKenzie D, Hessl AE, Kellogg LKB. 2006. Using neutral models to identify constraints on low-severity fire regimes. *Landscape Ecology*, **21**: 139-152.

Messina JP, Delarnater PL, Hupy CM, *et al*. 2007. Neutral models and the deviation from neutral pattern metric. *Ecological Informatics*, **2**: 43-47.

Milne BT, Johnson AR, Keitt TH, *et al*. 1996. Detection of critical densities associated with piñon-juniper woodland ecotones. *Ecology*, **77**: 805-821.

Milne BT. 1992. Spatial aggregation and neutral models in fractal landscapes. *American Naturalist*, **139**: 32-57.

Miranda BR, Sturtevant BR, Yang J, *et al*. 2009. Comparing fire spread algorithms using equivalence testing and neutral landscape models. *Landscape Ecology*, **24**: 587-598.

O'Neill RV, Gardner RH, Milne BT, *et al*. 1991. Heterogeneity and spatial hierarchies. *Ecological Studies*, **86**: 85-96.

O'Neill RV, Gardner RH, Turner MG. 1992. A hierarchical neutral model for landscape analysis. *Landscape Ecology*, **7**: 55-61.

O'Neill RV, Krummel JR, Gardner RH, *et al*. 1988. Indices of landscape pattern. *Landscape Ecology*, **1**: 153-162.

Ricotta C, Carranza ML, Avena G, *et al*. 2002. Are potential natural vegetation maps a meaningful alternative to neutral landscape models? *Applied Vegetation Science*, **5**: 271-275.

Ritters K, Vogt P, Soille P, *et al*. 2009. Landscape patterns from mathematical morphology on maps with contagion. *Landscape Ecology*, **24**: 699-709.

Saura S, Martínez-Millán J. 2000. Landscape patterns simulation with a modified random clusters method. *Landscape Ecology*, **15**: 661-678.

Saura S, Martínez-Millán J. 2001. Sensitivity of landscape pattern metrics to map spatial extent. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing*, **67**: 1027-1036.

Stauffer D, Aharony A. 1991. Introduction to Percolation Theory. London: CRC.

Turner MG, Gardner RH, Dale VH, *et al*. 1989. Predicting the spread of disturbance across heterogeneous landscapes. *Oikos*, **55**: 121-129.

Turner MG, Gardner RH, O'Neill RV. 2001. Landscape Ecology in Theory and Practice. New York: Springer.

Watts K, Griffiths M. 2004. Exploring structural connectivity in Welsh woodlands using neutral landscape models// Smithers R, ed. Landscape Ecology of Trees and Forests. United Kingdom, International Association for Landscape Ecology: 133-140.

Wiens JA. 1996. Wildlife in patchy environments: Metapopulations, mosaics, and management// McCullough DR, eds. Metapopulations and Wildlife Conservation. Washington, DC, USA: Island Press: 53-84.

With KA, Crist TO. 1995. Critical thresholds in species' responses to landscape structure. *Ecology*, **76**: 2446-2459.

With KA, King AW. 1997. The use and misuse of neutral landscape models in ecology. *Oikos*, **79**: 219-229.

With KA, Pavuk DM. 2011. Habitat area trumps fragmentation effects on arthropods in an experimental landscape system. *Landscape Ecology*, **26**: 1035-1048.

Zaccarelli N, Petrosillo I, Zurlini G, *et al*. 2008. Source/sink patterns of disturbance and cross-scale mismatches in a panarchy of social-ecological landscapes. *Ecology and Society*, **13**: 26-37.

作者简介 伍海峰,男,1988年生,硕士。主要从事景观生态学方面的研究。E-mail: wuhf2010@sina.com

责任编辑 张 敏