

地景生態過程與時空尺度之關係

薛怡珍 / 台灣大學森林學研究所博士生

研究尺度問題是地景生態學研究的中心點，大多數的調查及研究都圍繞這個中心點，地景生態學有能力將族群生態學和生態系統科學統一起來（Levin, 1992）。地景生態學研究涉及的時空尺度範圍很大，空間尺度從幾公尺到幾千公里，時間尺度從研究異族群（metapopulation）動態的季節尺度到研究生物區系變化的千年尺度（趙羿、李月輝，2001）。幾乎現在所有的生態學家都認為「尺度（scale）」對生態學或地景生態學的研究都是一個很重要的概念。而生態過程的改變，也因為觀察者所採用不同的研究角度，而產生許多不同尺度面的觀察結果。然而，時間尺度（temporal scale）與空間尺度（spatial scale）在生態系的研究探討中有著不同的機制過程，也形成不同的格局（如圖1）。任

何地景的生態過程，都包含著時間和空間尺度的因素，且地景格局及其異質性都因研究者所測定或決定的時間、空間尺度不同而有差異性。而層級理論（hierarchy theory）對檢驗尺度依存性（scale-dependent）的過程及其結果所產生的格局提供了一種架構。有關時間尺度與空間尺度的考量、相關尺度術語的解釋，以及尺度推繹（scaling）中的尺度上推（scaling up）或下推（scaling down）等問題，文中皆會說明。

尺度的考量

在生態系的研究中，「尺度」是一項非常重要的因數，其重要性可由過去30年來生態學家及地理學家重視證明之（O'Neill et al., 1998）；近年來有關生態學的研究也逐漸形

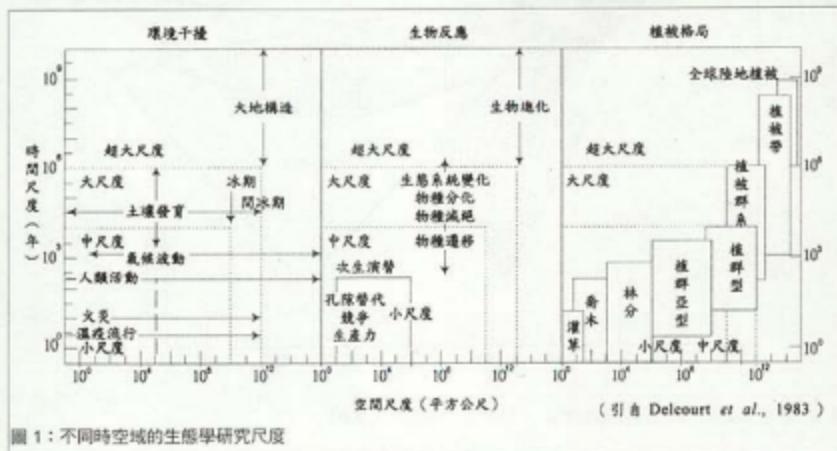


圖 1：不同時空域的生態學研究尺度

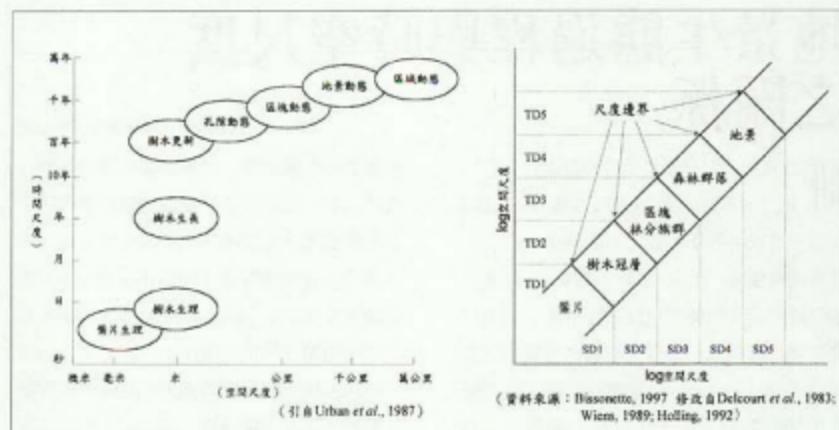


圖 2. 不同層級系統下的不同時間及空間研究尺度（以森林地區的研究為主）

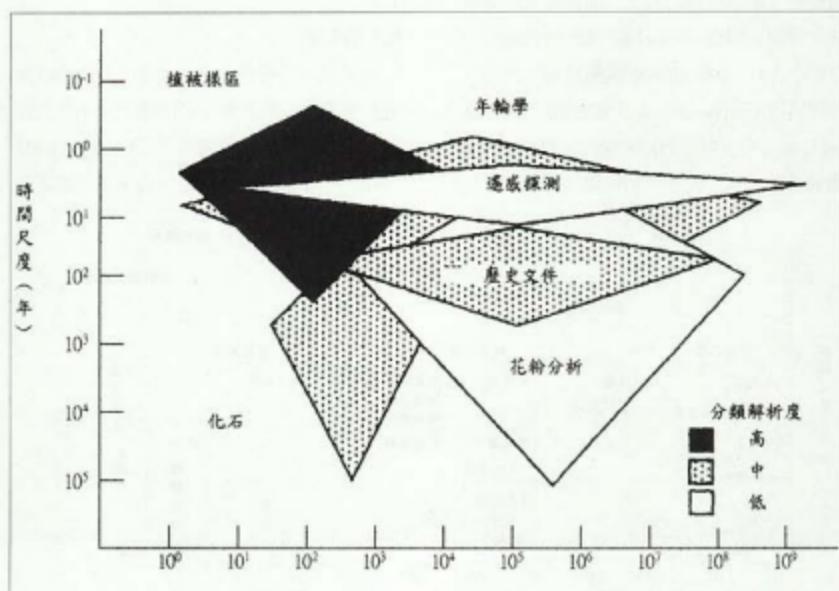
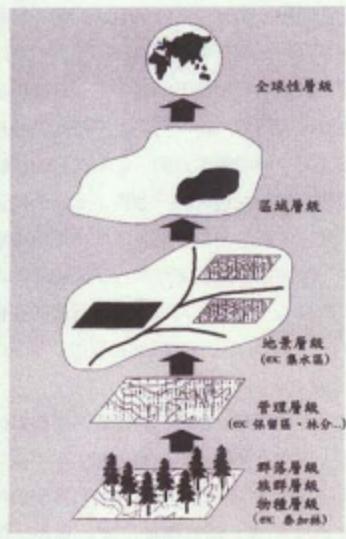
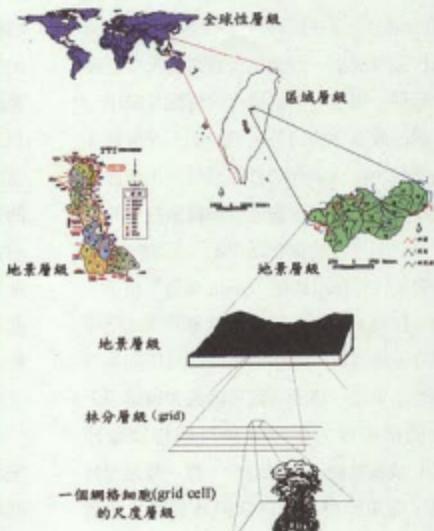


圖 3. 不同的研究尺度的時間及空間現象（引自Schoonmaker, 1998）



(引自 Hobbs, 1998)



(修改自 Urban et al., 1999)

圖 4：「全球-區域-地景-林分-單株」尺度層級圖

成一種「尺度-級別 (scale-level)」(Levin, 1988, 1989; May, 1989; Meentemeyer & Box, 1987)、「尺度相關性 (scale-revant)」或「尺度依存性 (scale-dependent)」的新概念。舉凡森林組成、結構、生物歧異度 (biodiversity, 或稱生物多樣性)、森林動態、干擾過程等，都與尺度有關 (如圖2)；在不同的時間、空間尺度下，其生態系的結構與功能會產生不同程度的影響，研究者也會針對研究現況所需採用不同的觀察尺度或者是以不同的尺度來分析研究結果 (如圖3)。單株或林分層級的推估、預測模式，應用於地景層級中，則會因為在不同地景層級的活動過

程，而更顯得複雜。Delcourt et al. (1983) 將多尺度下森林生態系對環境干擾、生物反應與植被格局間的關係說明 (如圖1)，而後沿用其概念的學者甚多，諸如 Delcourt and Delcourt (1988, 1991)、Birks (1986)、Forman & Godron (1986)、Urban et al. (1987)、McDowell et al. (1990)、Forman (1995)、蕭篤寧等 (1997)、Farina (1998)、Schoonmaker (1998)、賴明洲 (2000) 以及傅伯傑等 (2001) 等人。

「尺度」一詞係指觀察或研究對象 (物體或過程) 的空間分辨率和時間單位，在生態學的研究中，尺度係指所研究生態系統的面



積大小（空間尺度）或動態變化的時間間隔（時間尺度）。而在探討尺度的過程中，必須瞭解尺度與級別、層級以及觀察者尺度之關係！級別係指在一個組織化的層級系統中，某一物件或事件的等級或級別。尺度往往就是這個物件或事件的實際規模大小，而這個規模的大小受限於觀察者或觀察對象的時間以及空間尺度的影響而決定。然觀察者或觀察對象往往採用網格（grain, 或稱為粒子、顆粒、粒徑）的單元來決定這個時間或空間的尺度。換言之，網格即是時間或空間解析度的最小單位、單元。這是因為在製圖學上對空間解析度的單位就是以網格或象元（pixel, 或稱為圖元）處理之，每一象元視為同質，而象元與象元之間視為異質（如圖1）。

從（圖1）的環境干擾、生物反應與植被格局（植被、植被帶、植被群系、植群型、植群亞型）的三個層面上亦可看到，研究者以不同尺度對研究對象進行研究時，所採用或觀察的時間及空間尺度以及研究的對象也不相同。生態系統是有一定大小範圍的功能單元，通常在研究陸地生態系統的生產力、生物物理與生物化學上的元素循環和脆弱性等問題時，學者會將生態系統視為一個小尺度（10-100平方公尺）的均質體來考慮。而地景生態學的研究範疇基本上是對應著中尺度的範圍，從幾平方公里到幾百平方公里，從幾年到幾百年；而區域生態學的研究則往往進入大尺度的範圍（蕭篤寧等，1997）。然而，尺度的現像是複雜的，生態學家或地景生態學家們也致力於各種環境資料的蒐集、

分析以及研究經驗的累積，儘可能將尺度具體化地表現（如圖5）。Phillips（1995）曾提出一系列的尺度準則，用以決定地質改變以及植被動態的互動關係。其中有一些準則是用來處理時間的尺度，例如當干擾的時間相當於或少於回復的時間，那麼演替的或瞬間短暫的群落社會對某一個固定範圍的地景而言是呈優勢的現象；另外的準則是用來處理某一時間動態的特定範圍內空間範圍的研究（Phillips, 1995）。時間及空間尺度的連結性（connection）也在生態的過程中被證明之（O'Neill et al., 1998）。

地景生態學尺度劃分的目的在於使觀察的現象，可以更簡化、更清楚說明。在不同空間與時間尺度下決策，若資訊的尺度過於精細或過於粗放，都將模糊決策的焦點。因此，決策時需要有明確、合理的尺度資料，亦即所需資料是具有合宜的解析度。所以，選擇適當的空間及時間尺度，對瞭解生態系是很重要的工作。馮豐隆（1996）指出應用多尺度空間決策系統，需考慮森林層級尺度—全球、區域、地區、地景、林分、單株之性態值的現況、功能與變遷，才能掌握某時間範圍的各空間層級的性態值組成與結構（如圖2、圖4）。至於「地景（landscape）」的層級是在區域之上或之下或生態系之上或之下，則完全取決於尺度的問題。

除此之外，在考量不同層級的時間及空間尺度時，對於多尺度（multiscale）的時間、空間分析也是必要的，因為：

1. 分析不同格局時，所採用的空間及時間尺度亦不相同（Platt & Denman, 1975）：

Delcourt et al., 1983)；

2. 實驗的結果不能直接外推到更大尺度的現象 (Ricklefs, 1987)；
3. 生物與生物間及生物與環境中的交互作用往往發生於時間、空間的多尺度之下 (Harris, 1980; O'Neill et al., 1986)；
4. 在簡易調查的尺度下，族群過程往往不易被觀察到 (Dayton and Tegner, 1984)；
5. 環境的問題往往透過尺度的影響散佈而發生 (Schneider, 1998)；
6. 對於不同研究目的，宜採用不同的研究尺度 (Schneider, 1998)。

尺度的決定

而尺度的決定取自於研究與調查的目的、對象為何。細尺度 (fine scale；相當於小尺度、小範圍) 或粗略尺度 (broad scale；相當於大尺度、大範圍) 也影響著日後的研究所採用的方法及最後的分析結果。例如尺度對取樣誤差的影響，若尺度比較粗放，那麼對取樣誤差的影響較小；反之，尺度比較細，那麼對取樣誤差的影響較大。例如比較地景異質性的類型，對於粗放尺度而言可能採用鑲嵌體 (mosaic)�元的尺度即可，但對於比較細的尺度而言鑲嵌體的單元則過於粗糙，可能採用區塊的單元比較適宜。

當我們研究有關生態格局環境異質性的區塊動態問題研究時，可能針對生態異質性在

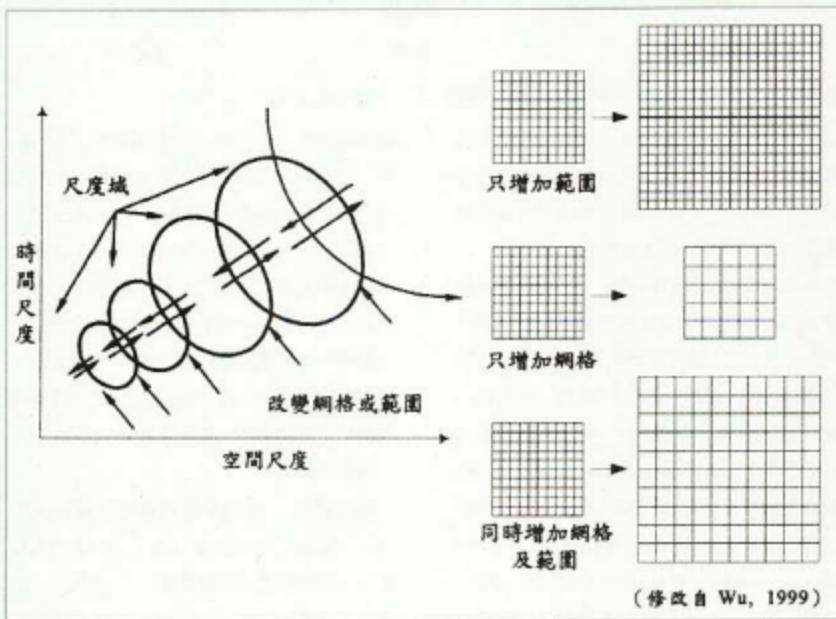


圖5：空間網格及空間範圍

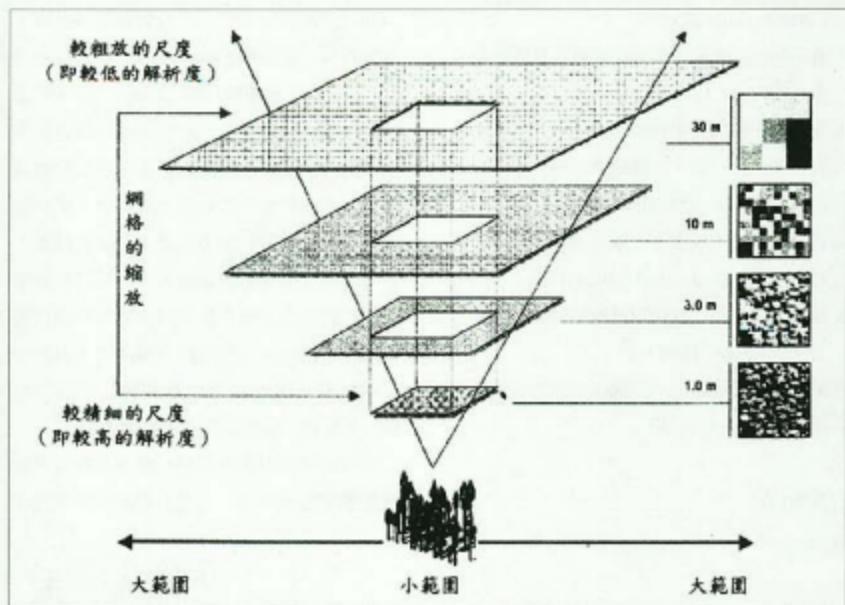


圖6. 網格（grain）與範圍（extent）的尺度推繩關係（引自Hay et al., 2001）

區域的豐富度對時空尺度的影響、生境或區塊結構的層級模式或區塊結構的鑲嵌模式等方向進行研究，它們都屬於環境異質性區塊動態的研究課題，但因研究方向的不同，所採用的研究尺度便有所差異。當我們研究物種-區域相關性時，可能針對島嶼及居住其內物種的內部空間動態影響或與其他不同層級生境層次的物種群...等進行研究。當我們研究生態過程干擾的研究時，可能針對在較大空間尺度下，競爭/演替動態區域性干擾的影響。也針對在不同層級組織的「干擾」衝擊改變或以干擾的尺度來決定土地/生境的「穩定/平衡」等進行研究。當我們研究多尺度的多機制論時，可能針對大小有關的空間結構

對島嶼物種-面積的影響及其關聯性；也可針對年齡結構及空間結構如何影響與密度有關的族群動態。進而整合所有尺度模式研究！當我們較小尺度的資訊，尺度上推至在較大尺度下所造成的格局時，可能針對相關個體生理已結構的族群動態至較高等級的群落社會動態、在異質環境中，個體層級的機制、聚集精密尺度資料至模擬粗放尺度的價值或以個體為基礎的模式等進行研究（Peterson & Parker, 1998）。

鄒建國等（1992）認為最小區塊性尺度（the smallest patchiness scale）係指生物個體能夠反應環境區塊性質的最小空間尺度。這個概念與Kotliar and Wiens（1990）所指的

「網格（grain, 或稱為粒子、顆粒、粒徑）」完全相同。而最大區塊性尺度（the largest patchiness scale）係指生物個體能夠反應出的環境區塊性質的最大空間尺度。它與Kotliar and Wiens（1990）所指的「範圍（extent, 或稱幅度）」意義相當。Turner et al.（1989）也提供幾個相關尺度的術語及概念供研究者思考，如尺度（scale）、組織的層級（level of organization）、製圖的比例（cartographic scale）、解析度（resolution）、網格（grain）、範圍（extent）、外推（extrapolate）、關鍵點（critical threshold）、絕對尺度（absolute scale）、相對尺度（relative scale）等。茲分

述如下：

1. 尺度：係指一個物件或過程的時間或空間維度，且同時由網格及範圍所表示（如圖5、圖6）。
2. 組織的層級：係指一個生物層級的所在，例如Odum（1997）以生物個體為基線，將其上分為族群層級→生態系層級→地景層級→區域層級→生態圈層級（即全球性層級），下分為器官→組織→細胞→分子。
3. 製圖的比例：用長度簡化空間資料的程度，以表現一個較大地區的測計；通常以1:10,000表示地圖上的距離與實際地真資料的距離比，例如台灣地區的經建圖以1:250,000的比例尺表示之，航空照片圖以1:5,000表示之。
4. 解析度：測計的精密度，對空間的測計則以粒徑大小表示之。
5. 網格：在一組已知的資料中，最小層級的空間解析度；例如對網格資料而言，最細的的粒徑單元就是一個象元的大小。
6. 範圍：對空間而言，即是研究區域的大小；對時間而言，即是研究中所考慮的時間長短，例如以多少年、多少月、多少日或多少小時為單位。
7. 外推：從已知值推估未知值；例如從一個已知的尺度

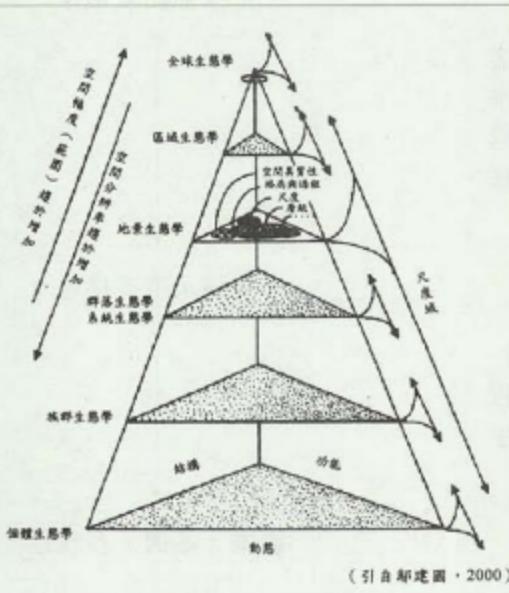


圖 7. 地景生態學與其他相關生態學關係及其尺度特徵



推估另一個未知的尺度。
8. 關鍵點：係指一個在質量、特質及現象突然改變的點，例如九二一地震前後對南投九九峰自然環境的改變，那麼1999年9月21日即是在時間上對物件或過程的一個重要

的關鍵點。

9. 絶對尺度：係指地真上真正的距離、方向、外形及幾何形狀。
10. 相對尺度：係指利用絕對尺度的轉換至欲描述的相對距離、方向或幾何形狀的物件

生態系統間物質循環及能量流動過程，地景地球化學過程、地景演替等過程之多樣性

物種局地分化、自我組織過程、食物鏈、食物網中物質循環和能量流動過程，生態系統演替過程多樣性

DNA、RNA轉錄翻譯過程，代謝的生理生化過程，物種進化空間軌跡，生物地理過程之多樣性

地景多樣性

生態系統多樣性

物種水平多樣性

遺傳（基因）多樣性

（引自李曉文等，1999）

圖 8：生物多樣性中的過程與尺度的關係

或過程。

(以上引自Turner et al., 1989：經修改)

尺度（Scaling）的推繹

在研究地景的格局和過程當中，「尺度推繹」是非常重要的！這需要追溯它們在一系列尺度下所表現的不同現象，因此在地景生態學中層級理論非常流行並且被廣泛接受（Meentmeyer & Box, 1987；O'Neill et al., 1989, 1991）。對徑流、風、土石流、植物分佈和動物行？等自然過程進行尺度推繹就是把生態圈看成是一個層級系統：任何一種生態過程和格局，從一個層級向另一個層級轉化時，其生態性質及研究重點都發生改變（如圖6、圖7、圖8）。從圖6我們可以瞭解從 $1\text{ m} \times 1\text{ m}$ 到 $10\text{ m} \times 10\text{ m}$ 解析度的遙測影像資料是比較適合個體生態學與族群生態學之間的研究所需，針對的是中小尺度的葉片生理、樹木生理、樹木生長、樹木更新、生產力、孔隙動態、林分的研究（如圖1、圖2），是介於網格細胞及林分層級的研究（如圖4）； $30\text{ m} \times 30\text{ m}$ 解析度的遙測影像資料是比較適合一地景層級、區域層級、全球層級的研究，所著重的研究重點是在空間異質性的結構-功能-動態面，包括不同的尺度格局與過程之探討（如圖7、圖8），例如植被類型、植群帶的研究，是以一種區塊動態、地景動態、區域動態的尺度研究。

然而，生態系統的功能在不同的尺度下會產生不同的現象，從小尺度轉化？大尺度，小尺度上的特徵被過濾掉，在大尺度上表現出新的特徵，這就是尺度上推或下推。舉例來

說，同樣是研究多樣性的問題，用地景生態學的尺度來分析，所著重的是生態系統間物質循環及能量流動的過程，包括地景地球化學過程以及地景演替等；用遺傳基因的尺度來分析，所著重的便是DNA、RNA轉錄翻譯過程，代謝的生理化過程，物種進化空間軌跡，生物地理過程等的研究（如圖8）。

研究地景生態學中的尺度能夠讓我們將地景動態、生物多樣性和生態過程連接起來，因為有機體-非有機體和生態過程會通過多尺度關係相互作用，選擇合適的環境因素生存。地景生態學中的尺度對與地景複雜的格局和過程有很大的重要性，例如時間尺度是研究生態系統動態和演化的重要成分，動物界也會依據不同的物理狀況而改變其原有的生存尺度，以避免競爭和擴展新的資源能力。

參考文獻（請逕洽作者）