

地景層級的空間生態學 —地景生態學

文 ■ 馮豐隆 ■ 國立中興大學森林學系教授

緣起

東海大學生物系（今年改為生命科學系）系主任林良恭博士，兩年前（2000年）要筆者赴其研究所教授“空間生態學”，因為外校兼課需要經過筆者服務的中興大學森林學系系務會議同意。當提出申請時，與會的老師問起何謂“空間生態學”？內容談什麼？所以想必一般學林者對此學門感到陌生，所以特將“空間生態學”予以介紹，好讓大家對空間生態學有更多的瞭解，並從“地景生態學”導入說明。

一、空間生態學

雖然，這個世界到處都存在著空間（spatial）的問題，每個有機物都存在且受其鄰近的物種與環境影響。然而，這個事實卻長久以來，一直被大部分的生態學家所忽視，因為在田野研究和模擬裏，若考慮空間的話，則會使問題變得相當複雜。然而，有許多調查顯示空間往往是相當重要的角色。因而，Tilman D. & P. Kareivn生起對空間生態學（spatial ecology）的興趣，而纂寫

Spatial Ecology—The Role of Space in Population Dynamics and Interspecific Interactions. David Tilman & Peter Kareiva. 1997. Princeton University Press. 368pp.一書。空間生態學源於Gauges' s (1935) 研究捕食與被捕食的動態，即Paramecium & Didinium在自然環境中到處皆存在，然其中有一兩種物種在研究室的觀察中經過不穩定的震動後就消失！Gauges也發現在自然次生育地裏，可能會有一兩種物種定期間侵入，造成共存（coexistence）。Huffaker（1958）則發現在光菌（phytophagous）蟎和被其捕食者亦存在此現象。但也發現，在小而均勻的生育地裏是不存在這些現象的，而只會在較大範圍具有明顯嵌塊體（patches）的複雜生育地裏，才会有緩慢的擴展現象。其實，空間的複雜性（spatial complexity）是由於部分穩定（partial stabilization）和捕食者—被捕食者，同時存在互相作用的重要因素。有些研究即以Huffaker' s傳統的研究而進入空間生態學。

MacArthur and Wilson' s (1967) 的島嶼生物地理學理論（theory of island bio-



geography) 增加了人們對“空間”的重視，同時也建立了空間過程 (spatial processes) 在保育生態學家的興趣。MacArthur and Wilson 說明人類的擴展結果導致連續生態系 (continuous ecosystems) 的破碎化，也引起物種的滅絕。然而，許多物種的瀕臨滅絕皆由於生育地破碎化，而此問題的探討則需要靠破碎化的空間格局來提供資訊。

島嶼生態學的創始者 MacArthur & Wilson 認為小到樹葉、個體植株之微島或大至地理單元、保護區之大島，其島嶼內物種的豐富度，都是取決於物種遷入 (immigration) 和滅絕 (extinction)，因為島嶼上面生態區位及生育地的容納量有限，當已居住其內的物種愈多，新遷入的機率愈少，而定居物種的絕滅之物種機率愈大，即遷入率與絕滅率隨島嶼物種豐富度 (abundance) 增加而遷入率愈少，滅絕率愈大。當遷入率 = 滅絕率，則島嶼物種豐富度達動態平衡狀態，亦即豐富度值相對不變，即物種周轉率 (turnover rate) 或更替率 (replacement rate) 穩定一原物種被新來種取代之數目不變。

這種空間格局包括：嵌塊體的大小、彼此鄰近狀況、連結嵌塊體的廊道，是否存在廊道或廊道品質狀況而定。雖然非空間模式 (non-spatial model) 可以探討此事件，但每一個真實的世界狀況不可避免的都是與空間有相當明顯的關係。在土地經營、自然資源的經營、生育地回復或自然保護都必需落實考慮到空間的問題。

有關由新的有機體入侵 (如 Elton,

1958; Mooney and Drake, 1986; Drake *et al.*, 1989; Skellam, 1951) 和有興趣於新物種基因型的擴展也都會注意到空間因子，將空間因子當作地理隔離 (geographic isolation)、擴展動態 (dispersal dynamics) 和有效族群大小 (effective population sizes) 的重要角色，由於現代人類快速地在不同的生物地理區間活動，在戲劇性的生態與經濟作用下，導致外來種 (exotic species) 入侵的危機 (OTA, 1993)。

許多新的有機體以 Elton (1958) 所說的“生態爆炸 (ecological explosion)” 擴展，這種入侵的速度與空間的格局，吸引了資源經營者與生態保育者的興趣。

有些觀念如生物歧異度等名詞亦在空間生態學裏提及。Hutchinson (1961) 注意到在一開放、混合很好的湖水和海洋，可能有一百種或更多的海藻，彼此競爭相同、少且有限的養分。然而，目前可資利用的理論，只可以推估“共存物種的數量不能超過有限的資源所容許的數量”，即容納量。相同的例子也可以應用於大草原、熱帶雨林和其他陸域植物群落。有許多物種共存，“空間”似乎是提供解決歧異度 (多樣性) 的潛在方法，這種空間解釋應用可以由 Levin and Paine (1974); Horn and MacArthur (1972); Platt and Weis (1977); Tilman (1994) 和其他的研究提供。

最後，數學生態學家發現空間模式 (spatial model)，通常可以推測不可預期的空間格局和動態。即使在一物理性均勻的生

育地的模式，也都擁有極簡單的有機作用、活動和一定發展方向的空間格局的規則。雖然，一般以簡單的模式將預期的可能性擴展而成均勻的結果，將“個體”研究成果推行到其一致的“生育地”。事實上，這裡披露一個令人驚訝的事實，即過去一般的預測是將具空間異質性的生育地視為均勻的塊狀（clump）。

單一物種，與密度有關（density-dependent manner）的行為生長，譬如在一個群聚裏擁有均勻的生育地而在稀疏的其他地區則沒有。這種格局，Turing（1952）認為動物分隔化（compartmentalization of animal）可能的解釋為啟源於胞胎（embryogenesis）。這個較複雜的研究披露了許多一致性的環境，散佈在不同區時，將造成地區間相互作用的變異，更而導致靜態和動態格局的異質性。

二、Tilman D. & P. Kareiva. (1997) “空間生態學—空間在族群動態學與種間交互作用所扮演的角色”一書的介紹

空間生態學—空間在族群動態學與種間交互作用所扮演的角色（Spatial Ecology-The Role of Space in Population Dynamics and Interspecific Interactions.），這本書設計來點出空間在穩定、多樣的格局（patterns of diversity）、入侵、共同存在（coexistence）和格局的產生（pattern generation）等5種課題的重要性。其目標旨在說明：（1）研究空間生態學的多樣方法；（2）這些方法

的相似性（similarities）。本書並不打算將這些議題全部加以回顧，也並不提供查詢、探討空間生態學所必需的技巧的食譜。許多重要的過程與方法，尤其是地景層級（landscape level）的詳細、研究，在本書並沒有涵蓋。本書以自助餐方式提供空間生態學有關的觀念和方法。其希望能符合下一代生態研究者的胃口，誘導他們將空間的過程（spatial process）整合到他們的思想中。

除此之外，本書也包括兩種主要的傾向（crosscurrents），第一個傾向是有關空間的簡單化與現實間的取代（trade-off）也是最值得重視的地方。在許多章節裏和各章節間的比較裏，空間是存在於許多現實層級裏，每一層級皆提供可深入了解與限制的東西。Levin and Pacla（chap 12）和Steinberg and Kareiva（chap14）都重複此事件，並且在本書後面將其組合起來。在真實的世界裏，有機物位於其特定的x, y, z座標，他們的生殖力（fecundities）和枯死（mortality）的機率，會隨著時間改變且受制於其本身的基因型（genotypes）其他鄰近生物的基因型，其他鄰近生物所處的座標位置和其生育地的物理屬性（physical attributes）的不同而潛力也隨之改變。為了解這個複雜的現象，我們分隔自然（和我們的心）成許多人為領域和次級研究領域如演化、族群、群叢和生態系生態學。吾人強調某特殊的相互作用，如種間的競爭（inter-specific competition）、捕食與被捕食間的相互作用（predator-prey interactions）、寄主—寄生（host-



parasitoid) 或寄主－疾病 (host-disease) 間的相互作用。類似地，在研究空間的次級領域或生物間的相互作用 (biotic interaction)，吾人使用不同現實層級來描述空間，有些方法如 “Levins-like 異族群模式 (Levins-like metapopulation models)”，在處理空間問題時，只考量被族群或個體所佔據的潛在地位的部份。其他，如 “細胞自動化模式 (cellular automata model)” 認為存在有機體可以細分成一系列等大小的生育地和以方形或六角形網格 (grid) 表現的嵌塊體 (identical patches) 來說明。其他，如 “分析型的反應－擴散模式 (Analytical reaction-diffusion model)” 認為空間是一個連續的變數，有機體的擴散是透過空間的模擬器 (spatial simulators)，這個模擬器內的因子包括每個個體和其影響地區的空間座標。

第二個傾向是有關 “時間簡單－現實的取代 (simplicity-realism trade-off)”，這個問題包括種間相互作用的演化變遷，在 Antonovics et al. (chap7) 和 Lehman & Tilman (chap 8) 顯示空間模式裏簡單的遺傳機制，可以預測導出主要質地的改變。演化模式 (Evolutionary models) 內包括空間過程，目前尚少有研究。而本書這些章節，則將演化、種間相互作用 (inter-specific interaction) 和空間加以整合，且提供許多深入的探討。

三、“空間生態學－空間在族群動態學與種間交互作用所扮演的角色”一書的目次

(一) 空間生育地之單一物種動態

Single Species Dynamics in Spatial Habitat

1. 探討空間生育地之族群動態

Population Dynamics in Spatial Habitats

2. 異族群模式預測與實用之效能：範圍內功能方法

Predictive and Practical metapopulation Models: The Incidence Function Approach

3. 入侵族群擴展的變異、嵌塊性和跳躍性擴散現象

Variability, Patchiness, and Jump Dispersal in the Spread of an Invading Population

(二) 複雜空間架構下的寄生、病菌、捕食 Parasites, Pathogens, and Predators in a Spatially Complex World

1. 寄主－寄生系統的空間分布動態

The Dynamics of Spatially Distributed

2. 空間架構下的基本病蟲害觀念

Basic Epidemiological Concepts in a Spatial Context

3. 麻疹：病害動態的寄生與共生

Measles: Persistence and Synchronicity in Disease Dynamics

4. 物種交互作用的基因與空間生態系：

The Silene-Ustilago 系統 Genetics and the Spatial Ecology of Species Interactions: The Silene-Ustilago System

(三) 空間世界架構下的競爭

Competition in a Spatial World

1. 空間生育地內的競爭問題
Competition in Spatial Habitats
 2. 競爭物種間的生物空間格局與共存
Biologically Generated Spatial Pattern and the Coexistence of Competing Species
 3. 生育地的破壞與物種滅絕
Habitat Destruction and Species Extinctions
 4. 控制物種豐富度地方與地區過程
Local and Regional Processes as Controls of Species Richness
- (四) 最後分析：與空間有關？如何測驗我們的想法？
The Final Analysis: Does Space Matter or Not? And How Will We Test Our Ideas?
1. 簡化理論和空間分布過程的尺度化
Theories of Simplification and Scaling of Spatially Distributed Processes
 2. 由生態族群的生產功能：強調空間內含模式的調查
Production Functions from Ecological Populations: A Survey with Emphasis on Spatially Implicit Models
 3. 實證評估空間理論的挑戰和機會
Challenges and Opportunities for Empirical Evaluation of "Spatial Theory"

四、地景生態學

地景生態學 (Landscape Ecology)：為研究地景或地理圈 (包括動物、植物和人

類族群) 的現象和過程的關係 (Vink, 1983) 或研究異質土地在生態過程作用下的結構、功能與變遷 (Forman & Godon, 1986)。

地景生態學 (Landscape Ecology) 對不同領域、不同知識背景的人，有不同的看法與處理分析方法。對土地利用規劃與資源經營決策的人而言，建立地景生態學的基本理論與科學原則是相當重要的。以下即針對地景生態學的核心問題：

- (一) 地景生態學的整體性 (integrity) 與地景元素的異質性；
- (二) 地景生態學的尺度；
- (三) 地景結構的鑲嵌體 (mosaic)；
- (四) 空間聚集和生態流的擴散；
- (五) 格局與過程；
- (六) 地景的物理文化性質；
- (七) 不可回復 (irreversible) 和人類主宰的地景演化；
- (八) 地景多種價值。

由於具跨越學科、科際整合性質的課題，帶動了地景生態學的發展。然而，不同領域、不同知識背景的人，對此學科有不同的看法與處理分析的方法。譬如說，研究地景生態學者強調大尺度的影響、嵌塊體對生態現象的影響；而土地規劃者，則對整合生態原則與社會經濟現象；以及地景結構之地景流對自然、人為干擾地景格局的影響。由於研究者與經營者皆使用地景生態學，所以理論與方法皆有多方面科學性的發展，而地景生態學的核心問題皆一致，以下即針對這些核心問題加以詳述。



五、地景生態學的核心問題

地景生態學的整體性 (Integrity) 與地景元素的異質性 (Heterogeneity)

空間生態學的整體性與空間異質性在地景生態中亦存在。

地景係由層級結構的元素相互作用所組成，各地景亦具獨立功能與 (明顯界線) 視覺性態值的地理元件。地景具有兩種意義，一為有限的面積；二為地表的總視覺景觀。考慮地景的整體性，才能以分析、組成、推論、綜結的方法，深入研究地景的結構、功能與變遷，且所下的結論才能更富邏輯與精確。地景系統的解析模式可以透過結構分析、功能評估、過程監測和動態預測方法而導出，且一般可以數式、圖形和數學模式表示之。

地景系統一般是開放且不是均衡的，其具有自我組織 (self organization)、自我相似 (self similarity)、逢機和次序的性態值。自我組織來自於對稱分割 (symmetries separation) 的不穩定性，而導致嵌塊體 (patches) 的出現與最大尺度的穩定。

地景係由許多異質元素所組成，其曾是地景生態學的基本課程，異質體與抵抗力 (resistance)、恢復力 (rehabilitance)、穩定性和生物歧異度 (bio-diversity) 有密切的關係。高異質的地景可促進共生 (symbiosis)，減少稀有內部種 (rare inner species)。地景的生物、水、養分與能量流，通常受地景格局 (如地景異質性) 影響。Godron (1995) 一般以負熵 (negative

entropy) 和資訊理論方法 (information theory methods) 來量測地景異質性。他整合了垂直植生結構，以地景異質性開放生物系統，且指出地景格局的異質性是因為環境的負熵投入而造成。熵值 (entropy value) 愈大，地景愈逢機，反之亦然。我們可以透過外部能量的操作而改變地景格局，使其更適合人類生存。

六、地景生態學除了整體性、跨領域外之研究核心，詳述如下：

(一) 地景生態學的尺度

所謂尺度 (scale) 係指物件或過程的空間與時間維度，可用來描述解析度和範圍 (resolution and range)，亦可以指出了解物件或過程的詳細程度。在生態學裏，空間尺度 (spatial scale) 意謂著生態系的面積；時間尺度 (temporal scale) 則指動態改變的期間。地景生態學一般為探討中尺度係指數公里至數百公里的範圍，由年到百年的期間，生態系單元的大尺度，一般是指全球氣候區，中尺度則指以地球表面的結構來區劃範圍，小尺度則是不同土壤、植生和微氣候。

Farina (1996) 指出，各時間與空間尺度下之格局和過程是當今地景生態學研究探討的主要課題。尺度分析 (scale analysis) 和尺度轉換 (scale transformation) 在地景生態學上是非常重要的。由於地景模式與GIS應用下，小範圍短時間的研究結果，可以轉換至較廣泛、長時期的尺度，或大範圍研究成果應用至小範圍、短時間尺度裏，此即尺

度放大 (scaling up) 與尺度縮小 (scaling down) 的問題。然不管是實際經營管理和科學研究，皆需要面臨尺度放大、縮小的問題。而其間最需解決的問題是地景的多樣性與生態反應的非線性化 (nonlinearity)。

處理分析地景生態學問題時，時間尺度與空間尺度的相似、相同與否是非常重要的，通常大範圍的研究，其時間尺度也愈長。生態平衡 (Eco-equilibrium) 是一種依尺度而不同的動態的自然相似。在小尺度，生態系有不平衡現象或呈Loúck (1970) 的轉置動態 (transient dynamics)，但在大尺度則呈現平衡，地景系統則由於地區性的生物回饋而造成不穩定。

尺度與一致性 (continuity) 有相當密切的關係，小尺度則縮小一致性，個別生態系可能為集約的動態 (intensive dynamics)。相反地，大尺度的自然過程可提供更穩定的條件，大尺度、混沌 (chaos) 保持地景系的一致性。大尺度空間格局包括土地利用、地覆的改變、生育地的破碎化 (habitat fragmentation)、引入物種的擴散、地區氣候、集水區水文。

在大尺度區域，地景為不重複的結構單元，格局也較粗放。在“人類尺度”的地景與地區，皆在人類觀念的框架裏，了解地景經營對生態系過程的影響是很重要的。預測與分析較大空間、較長時間生態系的結構與功能，是未來研究的趨勢。

(二) 地景結構的鑲嵌塊體 (mosaics)

鑲嵌塊體是存在於自然界的結構性整合

的元素 (integrated elements)。表現地景和區域性的異質性有兩種形態，一為漸近 (gradient)、一為鑲嵌體 (mosaics)。物件的嵌塊體性態值是以明顯的集合，且已破壞的連續的空間。土地嵌塊體是地景和區域生態學的主要圖徵，Forman's 地景結構模式 (Forman, 1999) 即指出圖徵係由嵌塊體 (patch)、廊道 (corridor) 和基質 (matrix) 所組成。

嵌塊體是完全由地理、氣候、生物和人類活動因子所造成，是為能流、物流、資訊流的投入／產出單元，其形狀和大小不一。至於廊道，則由於曲線形狀、寬度與連續性不一，而產生變化。基質的變化更大，由連續至穿孔式，由聚集到分散皆有。

地景的結構是嵌塊體、廊道與基質的組成格局，通常為造成地景流 (地景的功能流) 主因，而地景格局亦往往是這些地景流所造成。所以，結構 (structure) 與功能 (function)、格局 (pattern) 與過程 (process) 互作用與回饋，是地景生態學所考慮的事。

土地鑲嵌體可用歧異度 (diversity)、邊緣 (edge)、中央嵌塊體 (central patch) 和嵌塊體格局 (patch pattern) 等來描述。其他指標，如歧異度指標、優勢度指標、相對均勻度、碎型維度 (fractal dimension)、嵌塊體隔離 (patch isolation)、易到達度、擴散和連結，都是非常普遍。其他如淨理論 (net theory)、中央位置理論 (central position theory)、穿孔理論 (percolation theory)、逢機空間理論 (random spatial



model)，也都導入地景結構的研究中。

地景依照顆粒的大小（由嵌塊體直徑量測）決定，可以分類為粗和細的嵌塊體。其實，單純是粗或全部是細嵌塊體都不好，只有當粗地景具有細的組成分，才能產生大的嵌塊效果，也才能發揮提供人類或其他多生育地物種（multi-habitat species）無數的資源與有利的條件（Forman, 1995）。在土地嵌塊體的空間因子組成，如廊道、障礙物和高異質性區域，將地景對環境衝擊的抗性有大貢獻。

（三）空間聚集和生態流的擴散（spatial aggregation and spread of ecological flow）

生態流（ecological flow）是反應生態過程，包括空間元素（spatial elements）間的物種流、養分流、能流和其他物流。由於地景格局的影響，生態流可以聚集和穿越生態系而水平地擴散。任何物質的流動，皆伴隨著一系列能量的轉換，嵌塊體間的物流可被認為不同能量層級的順序移動（ordered movement）。嵌塊體的能量層級性態值係由空間位置、組成、生物因子和其他環境因子決定。地景元素的物種流和養分流的速度與干擾的強度是成正相關，穿過邊界的能流與物種流隨著異質性增加而增加。若是沒有干擾，則地景的水平結構將趨於同質性，而垂直結構將變成複雜些。所有的能量、養分和物種，皆可由一個地景元素遷移到另一地景元素。這種“移動或流”有五種媒介，如風、水、飛行、動物和人類。在地景尺度裏，有三種移動的趨動因子。首先是擴散與

地景異質性息息相關。其次是物質的蒸發—如物種以自己的能量改變自己的位置。擴散需要一些能量，其對小尺度有影響，而蒸散和移動，則為地景層級主要的趨動力。水的沖蝕、蒸發與沈澱是地景的主要過程。而移動（movement）主要來自於會飛的動物、地面會走跑的動物和人類，在目標地景單元裏移動種的特殊生態性態值是高度聚集的。

邊緣通常是生態流的半穿透膜（Semi-penetrable membrane）是生態流重要影響的地帶。在不同的發展狀況，鄰近的元素可能變成資源。

（四）格局與過程（pattern and process）

長久以來，格局對過程的影響是生態研究的主要課題。在歐美的傳統生態研究文獻裏，大都探討物種空間分布與環境因子的關係（Watt, 1947），且大都強調在生物圈裏，描述被觀察到格局的過程。至於空間格局對生態過程的影響，則較少提到（Turner, 1989）。

描述地景結構是直接的，許多量化地景結構的技術相繼被提出（O' Neill *et al.*, 1988；Turner, 1990；Bascent and Jordon, 1998）。其實，要了解地景結構對生態過程的影響是比較困難的，由於不同的空間、時間尺度，使得實驗與假說測驗受到相當的挑戰！而且，如吾人所知的格局和有關的過程，皆與尺度有關。

Dunning *et al.*（1992）指出在地景層級下，物種與族群作用有關的生態過程有四種類型：

1. 第一類過程：地景補充 (landscape complementation)

有一物種需要來自兩個不同生育地的不可取代的資源時，若有一地景包括這兩種生育地，且兩生育地很接近，則這個地景容納的物種數量，將比某一生育地僅具稀有的地景者來得多。

2. 第二類過程：地景增補 (landscape supplementation)

若所需要的生育地資源是可以取代的，則地方的族群會增加。假如，生育地位在包含許多可支使用資源地景時，則吾人可察知族群將會以非常小的族群維繫在某一邊際生育地上，且只維持依此鑲嵌體裏資源族群。

3. 第三類過程：源／匯關係 (source/sink relationship)

地景過程的源 (sources) 與匯 (sink) 是與第二類過程有些關係，在具相對生產力的嵌塊體裏，當遷移者的源擴充至其他不能維持生命族群的嵌塊體 (謂之匯)，相對地大族群可能維持在某些接近具強烈源的嵌塊體附近的嵌塊體 (Pullian, 1988)。

4. 第四類過程：稱為鄰近效應 (neighborhood effect)

係基於物件在較接近地區所受的作用影響比在遠距離地區者來得大的地理原則 (geographic principle)。另外，衍生一準則：在某一嵌塊體物種的豐量度，受鄰近嵌塊體比較遠嵌塊體的影響來得大。

此四類地景過程在野生動物生育地地景過程分類 (LE-process.doc) 中有詳談。

地景的組成與結構的改變，深深地影響事件的變異，這些事件包括由氣候的變遷到生物歧異度和水污染等，如大面積的森林消失將導致地表面淨輻射減少，蒸發散量及降雨量減少，而地表面溫度增高的現象 (Franchito and Rao, 1992)。由自然變到以人造為主之環境的地景格局，其動物、植物種類變化將趨向有利於一般種，普通物種將擴展到特有種及稀有種的存在範圍 (Probst and Crow, 1991)。由原野地轉到都市用地、農業用地時，地表水及地下水質會受很大影響 (Charbonneau and Kondolf, 1993)。都市化使點污染增加，原野地轉到農業用地使得土壤沖蝕增加，肥料與殺蟲劑用量增加，水的點污染源的表面逕流與毒素皆與之有關。

遙測技術可使不同尺度的生產力格局，水平衡、生物地理化時循環，如Luvall and Holbo (1991) 利用遙測推估森林地景蒸發散量，遙測可為分析地景變遷的有價值工具。

(五) 地景的物理文化性質 (physical cultural nature of landscape)

地景並不僅僅只是物理客體，他通常整合了人類文化的性態值。依據人類活動的範圍，地景可以區分為自然 (nature)、經營 (managed) 和人為地景 (artificial) (Forman, 1986)。目前為止，地球上已經很少有純自然的地景，大都是人為地景，如農業用地。生物歧異度和生物生產力的維繫，是自然與人為地景裏很重要的工作。豐富的地景都由許多生態系、高的生物歧異度與生



物生產力組成，其具有耗低能量和高抵抗力（resistance）及高恢復力（rehabilitance）的性質。

人為地景（artificial or human cultural landscape）原來是不存在的，大部分的人為建築變成了地景基質，取代了原來的自然狀況，當人造地景是主要的生態元素時，地景通常是屬於規劃空間格局且具高的能流和高的物流。地景歧異度反應了地景的文化性質，人影響了地景，也被地景所影響。商業文化（cultural customs）大大地影響了人為的地景和經營地景，地景的狀況反應了地區人民不同的文化觀念（Nassauer, 1995），因為地景具有自然和文化的性質，所以地景生態學變成了自然科學和人類科學間跨科技的學科。

（六）不可回復（irreversible）和人類主宰的地景演化（The irreversible and human dominated landscape evolution）

如同其他自然系統一樣，地景在其大移動過程（macro movement process）裏是不可回復的，這個開放系統由於移動的負面熵的導入，而變成有秩序。地景有碎型結構，全部的地景是遭著嵌塊體結構的自我相似性（self similarity）系統的發展，沿著混沌（chaos）到秩序（ordered），再回到混沌。

地景發展的機制有二種：自然的干擾與人為的活動。人類活動全然地影響環境，且變成了地景化主流。人們可以透過改變方向與速度控制，將地景導引至特定永續狀況。

人們對生物圈的連續影響，使得地景產

生很大的改變，且呈現破碎化。人類的活動可稱為對自然地景的干擾，其結果的地景稱為經營地景（managed landscape）的再造，且是建立人為地景的原因，亦是建立與破壞人與自然的關係。人類可以設計共生原則（symbiosis rule）的地景，來正面影響地景的演化。

地景穩定度（landscape stability）是由地景結構的抵抗力和恢復力決定。地景系統的門檻值可由人類活動增加到不能再增的量來獲得，稱為地景承載量（landscape bearing-capacity）。而這個量可由移動進行－反應（counter-reaction）來決定，如空間結構的擁擠度、主要生態系的穩定度、再生資源使用的範圍、環境品質和人類心理感覺等。

地景系統的演化格局有兩種可能性：正面回饋和負面回饋（positive feed back and negative feed back）。負面回饋是系統自我調適（self -adaptation）和自我組織（self-organization），且保持穩定的主力，這是自然地景演化的主要方式。但是，在自然、人為地景的轉換，一般受制於正面回饋，依據dissipative結構理論不均等（inequality）是組織、秩序化的主要來源，且以上下浮動方式進行。

（七）地景的多種價值

地景是不同土地單元的嵌塊體或有視覺圖徵的地理單元（geographical entity）所組成，他混合了經濟價值、生態價值和美質價值，亦是組成地景規劃和經營的基礎。地景的經濟價值很明顯地來自於生物生產力和土

地資源的開發掠奪(exploitation)，且生態價值以生物歧異度和環境的功能性反應產生。

地景的美質價值是深遠、寬廣的。人們對美的標準會隨時代而改變，人工的地景是源於工業生產力，且跟隨著工業化。但長期生活於水泥建築和噪雜的街道，人們希望再回到大自然，不同國家和文化對地景有不同的美質標準。所以，中國花園與歐洲不同！

客觀的地景價值是地景規劃和經營的基礎，人類可以接受的地景，有以下幾種特性：易到達性、符合經濟結構、生態穩定、清潔、不擁擠、美麗等等。在地景設計、形狀、連結性、密度和地景元素的可接受性與物質組成分，也是很重要的。

七、未來發展

雖然，很明顯地，“空間”有關問題在生態學裏是很重要，但目前並沒有證據證明空間問題需要如何整合於理論或田野工作中。是否必需要考慮所有個體的空間位置 (spatial location)？或細胞自動化模式是否合理的探討方法？異質族群的偽空間模式 (metapopulation-like pseudo-spatial model) 有何缺失？吾人需要增加了解什麼？這些需要了解的事實是什麼？這些都是在考慮空間的真實問題時漸漸浮現的疑問和需要探求的課題。簡單的模式如異質族群模式 (metapopulation model) 通常易於在分析上加以處理，因為他的前題假設往往是全球散佈 (global dispersal)。相反地，在較現實的反應－擴散模式 (reaction-diffusion model)

和其他偏微分模式 (partial differential equation models)，只有在簡單的生態問題才易於處理。細胞自動化模式 (cellular automats model) 和空間複雜的計算模擬，使得研究結果更近於現實生態，也增加未來面對處理生態問題的困難。

總而言之，展示空間觀點 (spatial perspectives) 可以提供對許多生態問題的重要了解，這些生態問題包括單一物種的動態和保育；動態與競爭的結果、捕食－被捕食者、寄主－寄生及寄主－疾病的相互作用和在破碎化地景的生物歧異度維護。至於描述複雜的空間關係，由於具有座標位置的“地理資訊系統 (GIS)”，這個工具近十年來的極力發展，使得處理空間的問題趨於容易。就如 Tilman D. & P. Kareiva (1997) 空間生態學刊頭語所敘，本書並未涵蓋地景層級的格局、過程與方法，而談此部分的“地景生態學”正是“生態系經營”的重要依循，除了空間、時間考量外，整體性 (holistics)、整合性 (integration) 和跨領域 (transdisciplinary)、互補性 (complementarity)、多層級 (multi-levels) 亦是地景生態學的主要內涵，所以地景生態學宜再深入探討發展與應用，吾人希望這些觀點能刺激提供未來生態研究發展。▲

參考文獻 (請逕洽作者)