

DOI: 10.5846/stxb202202170376

曹彦,何东进,周梦遥,刘进山,蔡昌棠,游巍斌.气候变化情景下天宝岩国家级自然保护区森林景观演替长期动态模拟.生态学报,2023,43(9):3636-3649.

Cao Y, He D J, Zhou M Y, Liu J S, Cai C T, You W B. Long-term dynamic simulation of forest landscape succession in Tianbaoyan National Nature Reserve under climate change scenarios. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(9): 3636-3649.

气候变化情景下天宝岩国家级自然保护区森林景观演替长期动态模拟

曹彦^{1,2,4}, 何东进^{1,3,4}, 周梦遥^{1,4}, 刘进山⁵, 蔡昌棠⁵, 游巍斌^{1,4,*}

1 福建农林大学林学院, 福州 350002

2 福建江夏学院金融学院, 福州 350108

3 福建农业职业技术学院, 福州 350303

4 福建省南方森林资源与环境工程技术研究中心, 福州 350002

5 福建天宝岩国家级自然保护区, 永安 366032

摘要:气候变化将会对森林树种结构、空间结构以及林龄结构等产生重大影响,准确预测森林景观演替对未来气候变化的响应,不仅能够科学管理森林生态系统提供理论依据,而且对制定生物多样性保护与珍稀物种保护策略也具有重要意义。本文运用 LANDIS Pro 7.0 与 LINKAGES 模型,模拟天宝岩国家级自然保护区 8 个树种在 2 种不同气候变化情景(RCP4.5 和 RCP8.5)下未来 300 年的森林植被演替动态,分析森林景观格局变化特征及其对气候变化的响应。结果表明:毛竹、马尾松、猴头杜鹃、长苞铁杉以及杉木的潜在面积分布与景观格局指数对气候变化的响应较为显著。在气候变化情景下,各树种的景观分维度均介于 1.03—1.08,保护区内各景观斑块相对简单规则。毛竹、猴头杜鹃和杉木聚集度下降趋势明显而斑块密度显著上升,长苞铁杉随演替进行面积逐渐减少而聚集度相对较高且斑块密度剧增,马尾松斑块密度缓慢增加而聚集度先降后升,随气候变化这些树种的景观完整度都遭到了不同程度的破坏,且在 RCP8.5 气候情景下景观破碎化更严重。而气候变化对阔叶林与柳杉的影响则较小,且阔叶林在演替期间斑块密度下降而聚集度稳中有增,潜在面积分布呈现出良好的发展势头。随气候变化,天宝岩自然保护区森林景观的演替最终将朝着“常绿阔叶林为主、针阔叶混交林为辅”的群落组成演变,保护区森林景观格局对气候变化的响应较为敏感。

关键词:气候变化;森林景观演替;LANDIS 模型模拟;天宝岩国家级自然保护区

Long-term dynamic simulation of forest landscape succession in Tianbaoyan National Nature Reserve under climate change scenarios

CAO Yan^{1,2,4}, HE Dongjin^{1,3,4}, ZHOU Mengyao^{1,4}, LIU Jinshan⁵, CAI Changtang⁵, YOU Weibin^{1,4,*}

1 College of Forestry, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China

2 College of Finance, Fujian Jiangxia University, Fuzhou 350108, China

3 Fujian Vocational College of Agriculture, Fuzhou 350303, China

4 Fujian Southern Forest Resources and Environmental Engineering Technology Research Center, Fuzhou 350002, China

5 Tianbaoyan National Nature Reserve of Fujian, Yong'an 366032, China

Abstract: Climate change will have a significant impact on forest tree species structure, spatial structure and forest age structure. Accurately predicting the response of forest landscape succession to future climate change not only provides a

基金项目:国家自然科学基金项目(31370624);福建农林大学林学高峰学科建设项目(72202200205);福建江夏学院科研人才培育项目(JXS2020008)

收稿日期:2022-02-17; **采用日期:**2022-08-17

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wbyou@fafu.edu.cn

theoretical basis for scientific management of forest ecosystems, but also plays an important role in formulating strategies for biodiversity conservation and rare species conservation. In this study, LANDIS Pro 7.0 and LINKAGES models were used to simulate forest landscape succession dynamics of eight tree species in Tianbaoyan National Nature Reserve under two different climate change scenarios (RCP4.5 and RCP8.5) over the next 300 years, so as to analyze the forest vegetation landscape pattern change characteristics and its response to climate change. The results showed that the potential area distribution and landscape pattern index of *Phyllostachys hetericycla*, *Pinus massoniana*, *Rhododendron simiarum*, *Tsuga longibracteata*, and *Cunninghamia lanceolata* had significant responses to climate change. Under the climate change scenario, the fractal dimension index of each species ranged from 1.03 to 1.08, indicating that each landscape patch in the reserve was relatively simple and regular. For *Phyllostachys hetericycla*, *Rhododendron simiarum* and *Cunninghamia lanceolata*, the contagion index decreased while the patch density increased significantly. For *Tsuga longibracteata*, the contagion index was relatively high and patch density increased with the gradual decrease of area during succession. For *Pinus massoniana*, patch density increased slowly while contagion index first decreased and then increased. These results indicated that landscape integrity of these species was damaged to varying degrees with climate change, and landscape fragmentation was more serious under RCP8.5 climate scenario. However, climate change had no significant effect on broad-leaved forest and *Cryptomeria fortunei*. And for broad-leaved forest, the patch density decreased during succession while the patch aggregation increased steadily, and the potential area distribution showed a good momentum of development. Therefore, with the change of climate, the forest landscape succession in Tianbaoyan Nature Reserve will eventually evolve towards the community composition of evergreen broad-leaved forest, supplemented by mixed coniferous broad-leaved forest. And the forest landscape pattern of the nature reserve is more sensitive to climate change.

Key Words: climate change; forest landscape succession; LANDIS model simulation; Tianbaoyan National Nature Reserve

IPCC 第六次评估报告(AR6)指出,2011—2020 年全球表面温度比 1850—1900 年暖 1.09 °C^[1]。森林与气候休戚与共,全球气候变化不仅使森林的生产力、树种分布、生物量以及固碳能力等发生较大改变^[2-3],还将对森林生态系统的结构、功能以及演替过程等造成直接或间接的影响^[4-5]。森林景观演替分析是以植被格局为基础,对景观格局的动态变化以及相应的景观生态过程进行分析的过程^[6]。森林生态系统的植被类型与景观分布格局是长期适应气候的结果,森林群落对气候变化的响应较为敏感。新的气候情景导致气候因素、土壤条件、树木个体以及树木种群等诸多要素发生变化,影响森林生态系统的物质循环与能量流动,进而导致森林演替偏离当前发展方向^[7]。此外,气候变化引起的区域自然干扰机制变化也可能引发森林群落发生迅速变化^[8]。目前,气候变化对森林景观演替变化的影响已经成为全球变化与景观生态学领域研究的热点问题^[9]。国外关于森林景观演替对气候变化响应方面的研究起步较早,主要集中于北美地区,且已有研究显示随二氧化碳浓度的升高区域树种种群数量和种类逐渐减少,而森林生态系统的地上生物量则呈现递增趋势^[10-11]。国内学者对气候变化情景下森林演替动态模拟方面的研究则相对较少。已有研究表明,气候变化使得我国主要造林树种与珍稀濒危树种的适生面积平均减小 10%左右^[12];随温度升高我国东北森林将有北移趋势,大兴安岭落叶针叶林将逐渐被阔叶林取代从而以针阔混交林为主^[13];气候变暖会促进青藏高原川西云杉林生物量增加,且不同龄级云杉生物量对气候变化的响应存在差异,在冻原或高山寒冷地带温度升高将改变群落的物种组成^[14];也有研究显示气候变化情景下森林演替趋势与现行气候条件基本一致^[15]。然而现有研究主要存在两个方面问题:一是在研究对象上大多选取我国东北部大兴安岭、小兴安岭、长白山以及青藏高原地区森林,而对南方森林尤其是中亚热带森林景观演替对气候变化的响应方面的研究则较为匮乏;二是在森林演替方面多是选取树种生物量为主要指标,而缺乏不同气候情景下林分尺度上各树种发展动态如树种结构、林龄结构以及斑块变化等方面的研究,尤其是濒危物种对气候变化响应的研究更是不多见。

我国中亚热带森林目前正处于快速恢复与生长阶段,有望在缓解区域甚至全球气候变化方面发挥重要作用^[16]。而天宝岩国家级自然保护区处于中亚热带海洋性季风气候区,不仅包含了我国中亚热带地区许多典型的植被类型,还有多种古老珍稀植物如长苞铁杉(*Tsuga longibracteata*)、猴头杜鹃(*Rhododendron simiarum*)以及柳杉(*Cryptomeria fortunei*)等,具有很高的保护价值与科研价值,是我国中亚热带森林生态系统的典型代

表。然而目前对于天宝岩自然保护区森林演替的研究主要集中于现行气候情景下的模拟,关于森林演替对气候变化的响应方面的研究尚未见报道。此外,在所有森林演替模型中,LANDIS 模型能够对不同尺度森林景观的空间特征进行详细的刻画^[10],且具有广泛适用性的特点^[17]。因此,本研究以天宝岩国家级自然保护区森林生态系统为研究对象,基于 2016a 森林资源二类调查数据及数字化林相图、高程 DEM 数据等,利用 LANDIS Pro 7.0 与 LINKAGES 模型对保护区内主要树种在不同气候情景下森林景观的长期演替情况进行模拟分析。旨在探究气候变化对我国中亚热带典型森林生态系统常见物种(包括濒危物种)未来潜在地理面积、林龄结构的影响情况,从林分尺度揭示气候变化情景下森林景观格局的变化与自然演替趋势,从而为天宝岩自然保护区森林在气候变化情景下的可持续经营管理与珍稀植物的保护提供科学依据,也为我国中亚热带森林在气候变化情景下大空间尺度、长时间的森林景观演替动态研究提供案例。

1 研究区概况

天宝岩国家级自然保护区位于福建省永安市东部(25°50′—26°01′N,117°28′—117°35′E),保护区总面积 11015.38hm²,属中、低山地貌,群峰叠嶂,海拔高 580m—1604.8m,相对高差达 1024.8m。属于中亚热带海洋性季风气候区,有明显的四季且温暖湿润,光、热、水资源丰富,年均气温 15℃,1 月平均气温为 5℃,极端低温—11℃,7 月平均气温为 23℃,极端温达 40℃;全年降水多集中于 5—9 月,年均降水量 2039mm,全年空气相对湿度维持在 80%以上。地带性土壤为红壤,分布于海拔 800m 以下,随海拔上升表现出一定的垂直变化,海拔 800—1350m 为黄红壤,海拔 1350m 以上为山地黄壤。研究区内生物多样性十分丰富,有 8 个植被类型 39 个群系,植被呈南亚热带到中亚热带过渡性地带的典型特征^[18]。地带性植被为亚热带常绿阔叶林,植被垂直带谱较明显,随海拔上升依次分布有常绿阔叶林、常绿针叶林、常绿针阔叶混交林、中山苔藓矮曲林^[19]。区内有许多古老珍稀植物,最具代表性的保护物种为广泛分布的长苞铁杉和猴头杜鹃。长苞铁杉为我国特有的渐危种,该森林是我国亚热带地区典型的扁平叶型的常绿针叶林之一,在区内有分布面积达 186.7 hm²(其中纯林 20 hm²)的长苞铁杉原始林。猴头杜鹃林是亚热带东部常绿阔叶林亚区域最具代表性的山地苔藓矮曲林和地形顶极原始林,在保护区内陡峭的山体上分布面积达 106.7 hm²(其中纯林 40 hm²)。

2 研究方法

2.1 模型与输入参数

LANDIS 是模拟演替、种子传播、物种定植以及诸如风倒、火烧、采伐等干扰对森林产生影响的森林景观动态模型,包含演替模块、火烧模块、风干扰模块和采伐模块等基本模拟单元^[20-21]。LANDIS 模型将景观看作由相同大小像元组成的栅格,栅格像元的大小范围为 10m×10m 到 500m×500m,每个像元包含优势树种、年龄、干扰历史及可燃物累积等信息。该模型可设置的时间步长为 1—50a 不等,适用于大空间与长时间(>100a)尺度,在模拟气候变化对森林演替的影响方面主要是根据各树种在不同气候变化情景下重建系数的变化来决定森林演替的发展方向^[22-23]。本研究在 LANDIS 模型运行过程中以 10a 为步长模拟 300a,为提高模拟精度同时减少计算机负荷,将栅格图像的像元大小设置为 30m×30m。此外,将种子传播方式设为随机,通过改变参数重复模拟 5 次取其均值,以保证模型输出结果的准确性^[20]。在模型验证方面,本研究基于数据分割方法,在保护区内随机选取 100 个实测面积样点,利用 ArcGIS 软件在空间范围内进行标记。然后在 LANDIS 模型数据库中,提取相应样点的各优势树种面积,采用卡方检验对调查结果与模拟结果进行验证^[10]。

LANDIS 模型运行所需的参数主要包括树种生活史、物种重建系数(Species Establishment Coefficient, SEC)、立地类型图以及树种组成图。其中,树种组成图(图 1)是基于天宝岩自然保护区 2016a 森林资源二类调查数据,借助 ArcGIS10.4 软件对数字化林相图进行查询、分类,对每个像元输入优势树种的分布与年龄信息后,基于小班随机赋值法对每个像元进行赋值得到的栅格图。本文主要选取天宝岩自然保护区常见的优势树种,即毛竹(*Phyllostachys hetericycla*)、马尾松(*Pinus massoniana*)、柳杉、杉木(*Cunninghamia lanceolata*)、长

苞铁杉、猴头杜鹃以及阔叶树。由于硬阔叶树与软阔叶树的基本生活史特征参数存在差异,故将阔叶树分为硬阔与软阔。其中,硬阔叶树种主要包括栲树 (*Castanopsis fargesii*)、青冈栎 (*Cyclobalanopsis glauca*)、水青冈 (*Fagus longipetiolata*)、甜槠 (*Castanopsis eyrei*)、苦槠 (*Castanopsis sclerophylla*) 等,软阔叶树种主要包括枫香 (*Liquidambar formosana*)、赤杨叶 (*Alniphyllum fortunei*)、山桐子 (*Idesia polycarpa Maxim*)、椴树 (*Tilia tuan*) 等。考虑到保护区内土壤随海拔垂直分异且植被垂直带谱明显,根据研究区域的林相图、实际勘察地形图以及数字高程模型,按照海拔和坡向进行叠加并将其划分为 7 种立地类型(表 2)。树种重建系数量化了各立地类型对特定树种在该立地类型中定植的利弊程度,值介于 0—1,在同一立地类型中通常具有相似的 SEC^[24]。由于 LINKAGES 模型在模拟植物生长时考虑了树种对温度和降水变化的适应性,其输出结果可以对植物在气候变化下的情况进行解释^[17,25],故本研究主要利用 LINKAGES 模型进行新的气候情境下树种重建系数的计算^[26],并以此作为 LANDIS 模型的重要输入参数,见表 2。LANDIS 模型与 LINKAGES 模型运行所需的主要树种生活史参数与环境耐受参数等借鉴课题组已有研究^[19],以及通过查阅相关文献、福建植物志等相关资料,并进行实地考察、询问相关专家学者与林木管理人员后获得的,见表 1。因保护区内严禁采伐与严格实行禁火令,且森林所受病虫害与风干扰等方面的资料较匮乏,故本研究未考虑这些干扰因素。

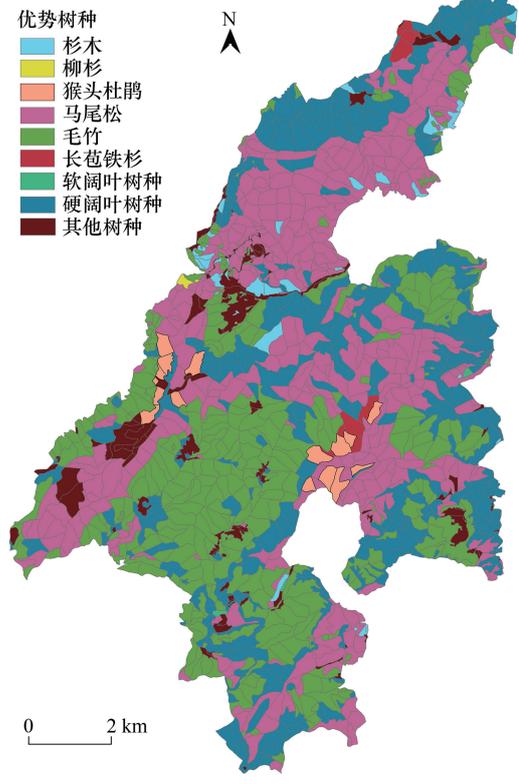


图 1 天宝岩国家级自然保护区树种分布图

Fig.1 Distribution map of tree species in Tianbaoyan National Nature Reserve

表 1 树种生活史参数与环境耐受参数

Table 1 Life history parameters and environmental tolerance parameters of tree species

树种 Species	寿命 Longevity/a	成熟年龄 Maturity age/a	耐火性 Fire tolerance	耐阴性 Shade tolerance	耐受低温 Tolerated low temperature/ ℃	树种有效 传播距离 Effective propagation distance of species/m	树种最大 传播距离 Maximum propagation distance of species/m	萌发能力 Germination ability	重分类系数 Reclassification coefficient
S1	150	50	3	3	-10	38	125	0.63	0.53
S2	200	20	3	3	-11	35	110	0.54	0.24
S3	60	8	1	2	-9	250	800	0.45	0.47
S4	300	30	1	4	-20	100	500	0.85	0.57
S5	400	40	4	4	-12	10	100	0.65	0.21
S6	400	45	2	2	-11.9	30	90	0.45	0.23
S7	200	25	1	5	-16.7	200	750	0.2	0.45
S8	300	30	2	2	-15	100	200	0.32	0.22

S1:硬阔树种 Hard-wood broad-leaved tree species; S2:软阔树种 Soft-wood broad-leaved tree species; S3:毛竹 *Phyllostachys hetericycla*; S4:马尾松 *Pinus massoniana*; S5:猴头杜鹃 *Rhododendron simiarum*; S6:长苞铁杉 *Tsuga longibracteata*; S7:杉木 *Cunninghamia lanceolata*; S8:柳杉 *Cryptomeria fortunei*

2.2 气候数据与未来气候情景设定

福建省三明气象站位于东经 117.37°, 北纬 26.16°, 海拔 209.2m, 是距离研究区最近的国家基本气象站, 因此本研究利用三明气象站收集的逐月观测值(1961—2000a)作为基准数据, 主要包括最高温度、最低温度、平均气温、降水量等。气候变化情景方面, 采用英国气象局哈德莱中心的第二代全球环境模型—地球系统模型(HadGEM2-ES), 选取 RCP4.5 和 RCP8.5 这 2 种极端降水情况表现更突出且碳排放差异较大的气候情景^[3,27], 模拟生成未来 300a(2016—2316a)两种情景下的气候数据作为未来两种气候变化情景(分别记为 A 情景和 B 情景), 以此驱动 LINKAGES 模型计算新的气候情境下各优势树种的重建系数^[25](见表 2), 并作为 LANDIS 模型的气候输入数据。由于 HadGEM2-ES 模型模拟的温度到 2100a 后基本达到稳定, 故 2100—2316a 间气象数据依然采用 2100a 的水平。从图 2 可知, HadGEM2-ES 模型模拟的 2016—2100a 间 RCP4.5 和 RCP8.5 这 2 种气候情景下的月平均温度与月平均降水量都高于当前气候情景, 且 RCP8.5 气候情景下温度和降水的增加幅度更大, 这说明天宝岩自然保护区未来气候变化呈暖湿趋势。

表 2 2 种气候情景下各物种在各立地类型上的物种重建系数

Table 2 Species establishment coefficient of species on different site types under two climate scenarios

土地类型 Site type	气候情景 Climate scenario		物种重建系数 Species establishment coefficient							
			S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7	S8
400m ≤ 海拔 Elevation < 800m	阴坡	A	0.24	0.27	0.32	0.21	0.03	0.075	0.21	0.11
		B	0.21	0.18	0.35	0.19	0.05	0.03	0.17	0.17
	阳坡	A	0.32	0.3	0.27	0.24	0.08	0.12	0.24	0.07
		B	0.23	0.24	0.31	0.27	0.02	0.04	0.18	0.21
800m ≤ 海拔 Elevation < 1350m	阴坡	A	0.21	0.24	0.26	0.22	0.21	0.13	0.27	0.26
		B	0.32	0.27	0.27	0.31	0.18	0.13	0.21	0.32
	阳坡	A	0.27	0.19	0.18	0.27	0.18	0.17	0.22	0.22
		B	0.3	0.35	0.25	0.27	0.13	0.11	0.23	0.27
1350m ≤ 海拔 Elevation < 1600m	阴坡	A	0.15	0.17	0.22	0.26	0.3	0.24	0.15	0.24
		B	0.23	0.21	0.12	0.19	0.27	0.22	0.24	0.18
	阳坡	A	0.22	0.11	0.13	0.31	0.24	0.27	0.11	0.18
		B	0.17	0.24	0.08	0.23	0.31	0.18	0.22	0.15
非林地 Non-forest	/		0	0	0	0	0	0	0	0

A: RCP4.5 气候情景 RCP4.5 Climate scenarios; B: RCP8.5 气候情景 RCP8.5 climate scenarios

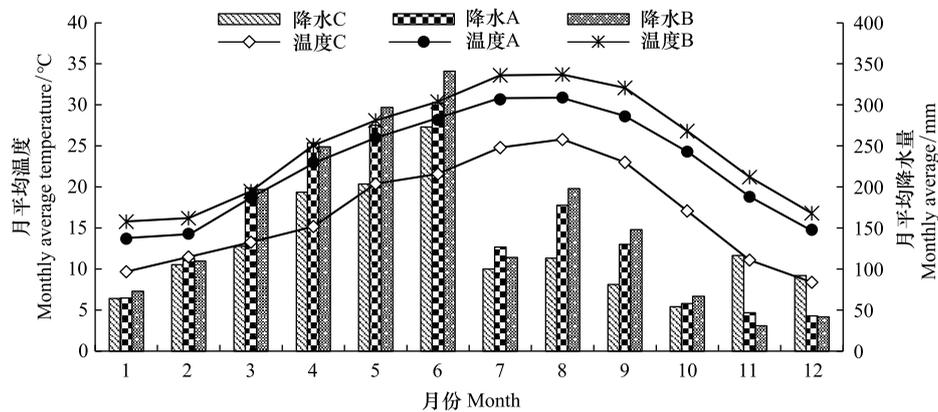


图 2 未来气候情景下 2016—2100a 月平均温度和降水量变化趋势图

Fig.2 Trends of monthly mean temperature and precipitation during 2016—2100 under future climate scenarios

A: RCP4.5 气候情景 RCP4.5 Climate scenarios; B: RCP8.5 气候情景 RCP8.5 climate scenarios; C: 当前气候情景 Current climate scenarios

2.3 数据分析方法

本研究选用树种斑块面积比、聚集度、分维度、斑块密度、均匀度和多样性指数等景观格局指标量化分析天宝岩森林景观对气候变化的响应情况,运用 Fragstats3.3 软件计算得到,具体公式主要参考何东进^[28]与刘平等^[29-30]的相关研究,见表 3。为便于比较分析,以 50a 为间隔输出相应的景观格局指数结果,以此为基础,借助 SPSS25.0 软件,对于满足方差齐性与正态分布的指标数据采用 One-Way ANOVA 单因素方差分析法研究气候变化对森林景观演替的影响,反之则采用 Kruskal-Wallis 非参数检验方法^[31],并利用邓肯检验(DunCan)比较不同气候情景间的差异。

表 3 景观格局指数公式及生态学意义

Table 3 Formula of landscape pattern index and its ecological significance

景观格局指数 Landscape index	公式 Formula	指标内涵 Index connotation
斑块面积比 Patch area ratio(PAR)	$PAR = P_i = \frac{\sum_{j=1}^n a_{ij}}{A} \times 100\%$	指某一斑块类型占整个景观面积的百分比,可度量景观组分、判断景观中优势景观类型。
斑块密度 Patch density(PD)	$PD = \frac{m_i}{A} \times 100\%$	描述景观破碎化程度,值越大则破碎化程度越严重。
聚集度 Aggregation index(AI)	$AI_i = C_{max} + \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^n P_{ij} \ln(P_{ij})$	表示某一斑块类型在景观中分布的聚集程度或随机性,可以反映景观组分空间类型关系。
分维度 Fractal dimension index(FDI)	$FDI_i = \sum_{j=1}^n 2 \ln(0.25 P_{ij}) / \ln A$	表示景观斑块的边界形状复杂性和破碎化程度,取值在 1—2 之间,取值越小则破碎化程度越低且几何形状越简单。
多样性指数 Diversity index(DI)	$DI = - \sum_{i=1}^m (P_i \cdot \ln P_i)$	基于信息理论对景观异质性进行度量,指数值越大则景观破碎化程度越高,土地利用现状越丰富。
均匀度指数 Evenness index(EI)	$EI = \frac{DI}{DI_{max}} \times 100\%$	度量景观中各斑块在面积上分布的均匀程度,取值范围 0—1,越接近于 1 则表示各斑块类型在景观中所占面积比例越均衡。

a_{ij} 表示第 i 种类型第 j 个斑块的面积; m 为景观斑块种类; n 为斑块个体数; m_i 为景观中第 i 类斑块类型的数量; A 为整个景观面积; P_{ij} 为第 i 个景观组分第 j 个斑块的周长

3 结果与分析

3.1 气候变化对森林景观格局影响的差异性分析

分别对现行气候、RCP4.5 与 RCP8.5 气候情景下各树种在未来 300a 的斑块面积比、树种聚集度、分维度以及斑块密度进行模拟计算,检验气候变化是否会对保护区森林景观演替产生影响,结果见表 4 与图 3。从表 4 与图 3 可知,不同树种的森林景观格局对气候变化的响应存在差异,而保护区内整体的景观多样性指数与均匀度指数对气候变化的响应并不显著。硬阔的聚集度随气候变化差异显著,主要表现为现行气候与未来 2 种气候情景间的差异,而其他指标在不同气候情景下均无显著差异;软阔除斑块面积比外的其他指标对气候变化的响应均较为敏感,斑块密度主要表现为 B 气候情景与其他 2 种气候情景的差异,聚集度与分维度则都表现为现行气候与未来 2 种气候情景的差异;毛竹 4 个指标在不同气候情景下均存在显著差异,斑块面积比主要表现为 A 与现行气候情景的差异,斑块密度、聚集度与分维度的差异都表现在现行气候与未来 2 种气候情景间;马尾松只有聚集度与气候关系不显著,斑块面积比对气候响应最敏感,在 3 种气候情景下均存在显著差异,斑块密度主要表现为 B 与其他 2 种气候情景的差异,现行气候情景下的分维度与 A 气候情景差异显著;猴头杜鹃除斑块密度外,其他指标在不同气候情景下均差异显著,斑块面积差异主要表现在现行气候与未来 2 种气候情景间,聚集度与分维度则都表现为现行气候与未来 2 种气候情景间的差异;长苞铁杉只有斑块面积比对气候变化响应较敏感,且主要体现为现行气候与 B 气候情景间的差异;杉木的斑块面积比与聚集度

对气候变化的响应显著,斑块面积比主要表现为 A、B 气候情景间的差异,聚集度的差异则主要表现在 B 与其他 2 种气候情景。柳杉的各景观格局指标随气候变化均无显著差异,在气候变化情景下的表现相对稳定。

表 4 不同气候情景下森林景观格局变化差异分析

Table 4 Analysis on differences of forest landscape pattern change under different climate scenarios

模拟树种 Simulation species	PAR	PD	AI	FDI	EI	DI
S1	2.35 ^k	0.38	11.07 ^{**}	0.01		
S2	0.11 ^k	7.28 ^{**k}	11.19 ^{**}	17.61 ^{**}		
S3	7.73 ^{*k}	10.45 ^{**k}	4.07 ^k	2.11 ^k		
S4	28.83 ^{**}	7.24 ^{*k}	0.57 ^k	6.54 ^{*k}	1.84 ^k	0.03
S5	17.87 ^{**}	1.84 ^k	12.87 ^{**k}	14.89 ^{**k}		
S6	9.94 ^{**k}	4.07 ^k	0.21	1.74		
S7	6.93 ^{*k}	0.04	3.89 [*]	0.35		
S8	2.52 ^k	0.02	1.2	0.96		

** $P < 0.01$, * $P < 0.05$; k 表示 Kruskal-Wallis 检验结果 K represents the result of Kruskal-Wallis test

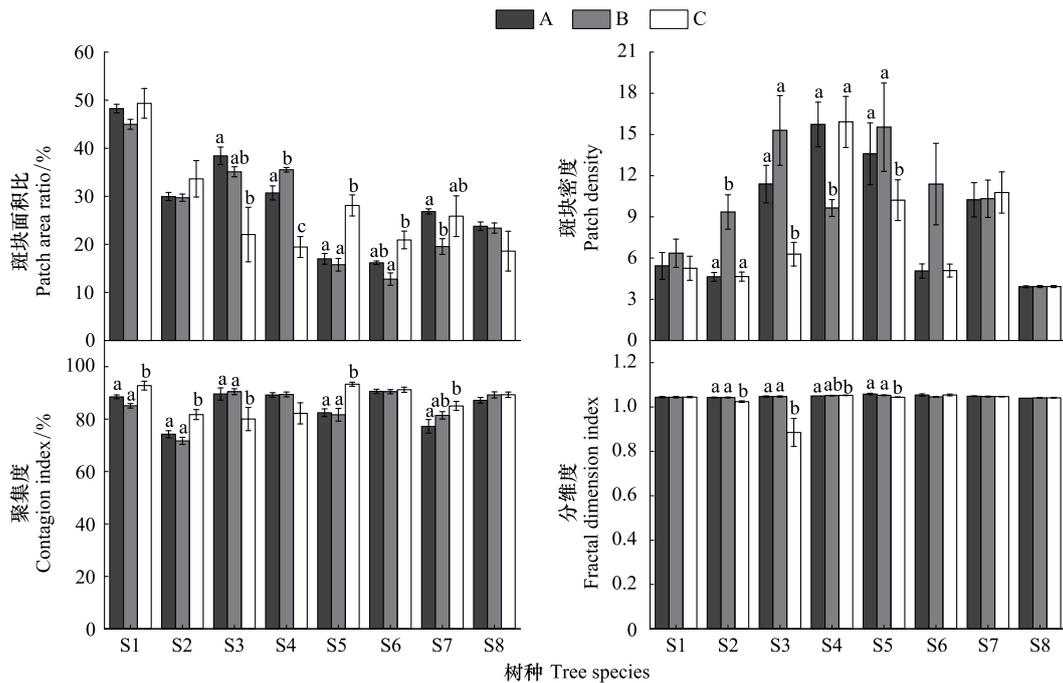


图 3 气候变化对各树种景观格局影响的多重比较结果

Fig.3 Multiple comparison results of climate change impacts on landscape pattern of different tree species

不同小写字母表示不同气候情景下差异显著 ($P < 0.05$)

3.2 树种潜在面积分布变化

根据图 4 模拟结果可知,天宝库自然保护区内森林景观随气候变化最终会向顶级群落——常绿阔叶林演变。在未来 2 种气候情景下,硬阔叶林的分布面积整体都呈增加趋势,软阔叶林的面积变化情况一致,演替前 150a 下降而后逐渐上升至期初水平。毛竹林的面积在 A 情景下呈现前 150a 上升后 150a 减少的态势,在 B 情景下的演替时段内呈缓慢下降趋势。马尾松林的面积在 A 情景下先降后增,整个演替时段内总体面积增加,而在 B 情景下马尾松林面积呈持续上升态势。2 种气候情景下长苞铁杉林和猴头杜鹃林的面积均呈减少趋势,尤其是在 B 情景下的演替后期更是面积锐减,较期初面积分别下降了 9.88% 和 10.66%。杉木林面积在 A 情景下表现为前 100a 增加而后保持稳定,整体面积增加,而在 B 情景下则前 50a 增加随后递减,整个演替

期间面积减少 10.29%。柳杉林面积在 2 种气候情景下都呈现先下降后上升的态势,整个演替期间面积变化不大。

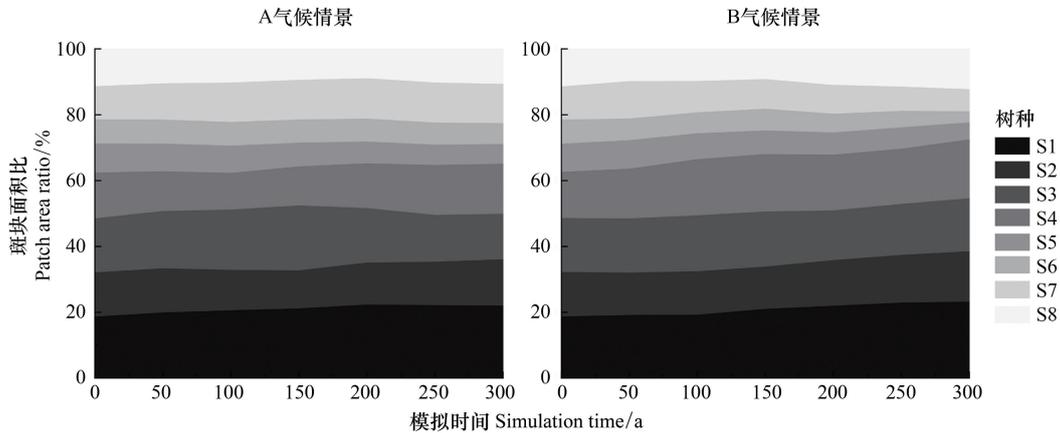


图 4 2 种气候情景下各树种分布面积变化

Fig.4 Distribution area change of tree species under two climate scenarios

3.3 斑块密度变化

由表 5 可知,A 气候情景下,阔叶林斑块密度整体呈下降趋势,群落结构较为稳定。长苞铁杉林同软阔叶林一样,2 种气候情景下斑块密度发展趋势差异较大,A 情景下增幅仅有 0.4,而 B 情景下则逐年递增且增幅高达 22.4。毛竹林的斑块密度在演替期间持续增长,且 B 情景下增速与增幅都远高于 A 情景,这点与猴头杜鹃林类似,但猴头杜鹃林在 A 情景下演替后 100a 则略有下降。由此可见,毛竹林、杉木林、长苞铁杉林和猴头杜鹃林对气候变化的响应较明显,气候变化越剧烈其斑块破碎化程度越严重。马尾松林和柳杉林斑块密度随演替进行也逐渐上升,但增速较缓且增幅不大,尤其是柳杉林,2 种情景下其斑块密度增幅只有 1.6,所以其随气候变化景观破碎化程度较低。

表 5 2 种气候情景下不同模拟年份各树种斑块密度

Table 5 Patch density of tree species in different simulation years under two climate scenario

树种 Species	气候情景 Climate scenario	年份 Year						
		2016	2066	2116	2166	2216	2266	2316
S1	A	6.71	10.09	6.96	3.56	3.56	3.56	3.56
	B	6.71	9.79	9.94	6.56	4.36	3.56	3.56
S2	A	4.46	5.25	5.45	5.79	3.85	3.82	3.79
	B	4.46	5.18	9.62	11.87	12.83	11.77	9.74
S3	A	5.12	9.77	9.9	10.7	14.62	14.7	14.92
	B	5.12	9.69	11.46	16.57	19.59	21.43	23.24
S4	A	7.34	12.65	17.56	19.76	18.39	17.44	16.97
	B	7.34	8.15	10.79	9.24	9.19	11.08	11.72
S5	A	4.7	7.46	11	15.75	20.14	19.14	16.94
	B	4.7	7.33	10.4	15.28	19.95	24.06	27
S6	A	3.61	3.71	4.76	5.84	6.88	6.55	4.04
	B	3.61	4.69	7.74	8.84	11.86	16.95	26.01
S7	A	4.12	7.47	10.35	11.85	12.61	12.56	12.75
	B	4.12	7.26	9.88	11.24	11.96	13.41	14.37
S8	A	3.62	3.78	3.87	3.89	3.93	4.07	4.2
	B	3.62	3.78	3.88	3.92	3.95	4.1	4.23

3.4 树种聚集度变化

由图 5 点线图可知,随气候变化与演替的进行,各树种聚集度都发生了较大变化。在 A 情景下,除软阔与柳杉外,其他树种聚集度在模拟期间整体呈下降趋势。尤其是毛竹、猴头杜鹃与杉木,至演替结束聚集度分别下降了 14.93%、12.17%以及 21.02%,斑块破碎化严重。在 B 情景下,硬阔、软阔以及马尾松林聚集度呈前 50a 骤降而后缓慢回升的趋势,且阔叶林在 B 情景下的聚集度皆低于 A 情景。毛竹与杉木林聚集度下降速度减缓,至演替结束聚集度高于 A 情景。而猴头杜鹃则相反,在 B 情景下下降速度较快,且至演替结束降幅远大于 A 情景。长苞铁杉林聚集度在 2 种情景下都是前 50a 上升而后缓缓下降,下降幅度在 1.9%—2.3%之间,与其他树种相比聚集度明显较高且最为稳定。柳杉林在 A 情景下前 150a 递减而后递增,呈“U”型发展,在 B

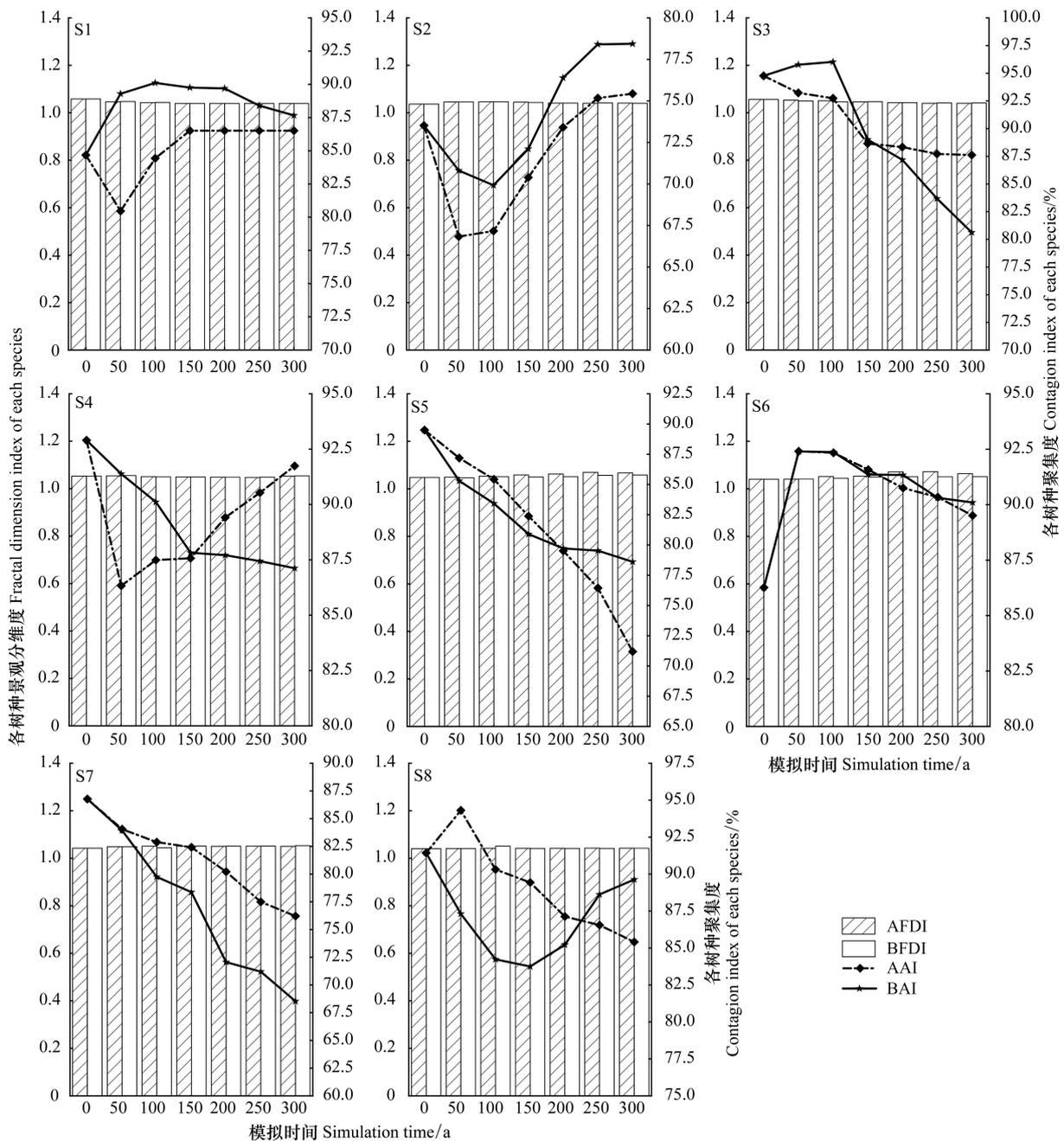


图 5 2 种气候情景下各树种聚集度与景观分维度变化

Fig.5 Change of Aggregation index and Fractal dimension index of tree species under two climate scenarios

情景下则呈现前 50a 递增而后持续下降的倒“V”态势。整体来看,阔叶林与长苞铁杉林在 2 种气候情景下随演替进行聚集度都有所升高,而其他树种聚集度相较于初期则都下降显著,斑块分散程度增大。

3.5 景观分维度变化

由图 5 柱状图可以看出,2 种气候情景下整个演替期间所有树种的景观分维度均介于 1.03—1.08 之间,随着气候的变化与时间的推移,各景观形状变化不大,景观斑块较为规则。除硬阔以外,其他树种分维度从演替开始至演替结束都有所提高,说明硬阔整体趋于好的方向发展,而其他树种随演替进行,其景观内部更复杂,景观完整性遭到破坏。其中,猴头杜鹃与长苞铁杉在演替时段内分维度相对较高且呈递增趋势,说明随气候变化其景观连通性略有下降,这与树种面积与聚集度的结果一致。主要是由于这两个树种适应气候变化能力相对较弱,且长苞铁杉天然更新较慢使得其他树种入侵严重造成的。而柳杉林在整个演替期内分维度波动最小,且 2 种气候情景下平均分维度最低,可见其景观连通性最好。

3.6 景观多样性变化

从图 6 可以看出,在 A 气候情景下多样性指数介于 0.99—1.07 之间,演替前 50a 多样性指数由 0.993 上升为 1.067,随后陡降至 2166a 的 0.999,此后缓慢回升至演替结束达到 1.02。均匀度指数整体较低,介于 0.39—0.45 之间,演替期间呈“W”型变化,演替后 100a 与多样性指数呈现相同的生长趋势,并于 2316a 达到最大均匀度 0.45。在 B 情景下,演替前 50a 多样性指数与均匀度指数变化趋势同 A 情景基本一致,保护区内景观破碎化相对严重。随后二者逐渐递增,至 2116a 分别达到最大值 1.07 和 0.553,这主要是由于该演替期间大部分树种以成熟林、近熟林为主,其所提供的林窗环境利于植物的生长,从而使得生物多样性增加且各斑块面积分布较均匀。自 2116a 后,随演替进行,均匀度指数逐渐下降且下降速度逐渐加快,多样性指数则先降至期初水平,在演替后 100a 则逐渐回升。相比之下,B 气候情景下的景观多样性与均匀度变化更加复杂。

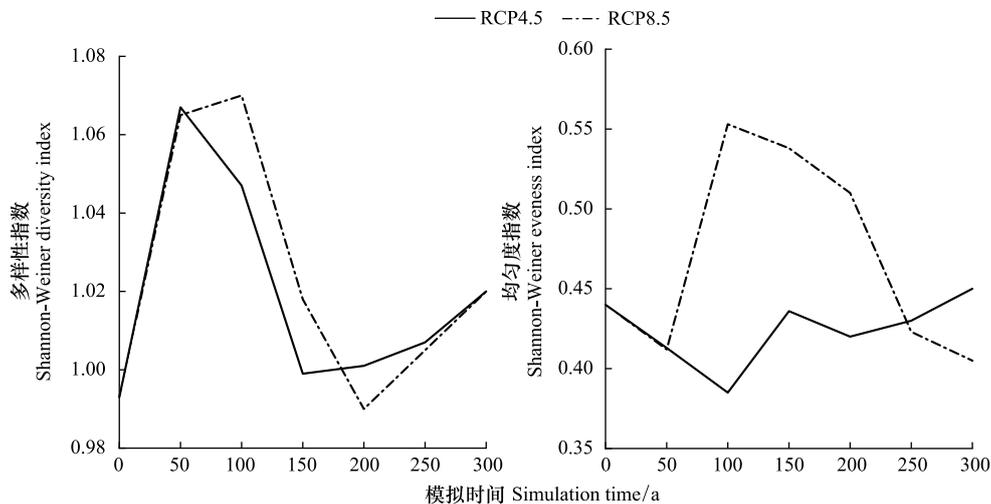


图 6 2 种气候情景下景观多样性指数变化

Fig.6 Change of landscape diversity index under two climate scenarios

4 讨论

4.1 气候变化对保护区各树种潜在面积分布的影响分析

天宝岩国家自然保护区系亚热带到中亚热带过渡地带,地带性植被为常绿阔叶林。本研究表明,在 2 种气候变化情景下,阔叶树种在气候变化过程中表现出良好的适应能力,结合林龄结构图(图 6)可知,幼龄林与成熟林始终保持较好发展势头,林分结构好且更新能力强,天宝岩自然保护区森林景观演替动态与北方森林类似^[13,15],都是向“常绿阔叶林为主、针阔叶混交林为辅”的群落组成演变,而这与现行气候情景下的结论

一致^[19],说明在本研究的模拟条件下,气候变化总体上没有改变保护区森林景观演替方向。但随着演替的进行,树木生长速度减缓,林龄逐渐步入中老龄林阶段,气候变化对毛竹、马尾松、猴头杜鹃、长苞铁杉林以及杉木等树种的斑块面积分布影响显著。毛竹林在 RCP4.5 气候情景下随演替进行,幼龄林比重降低而过熟林占主要地位,使得面积减少;在 RCP8.5 气候情景下,整个演替周期内幼龄林和中龄林比重稳中有增,成熟林的比重始终较高且整体呈递增趋势,由于成熟林应对气候变化的能力较好,故虽然前期林分面积逐渐减少,但在演替后期面积开始回升。马尾松林在 RCP4.5 气候情景下前 100a 面积递减,主要是因为成熟林与幼龄林占比减少,而由于其对气候变化具有较强的适应能力,随演替进行林龄结构分布趋于合理,发展趋势向好。具有较强竞争力与萌芽能力的杉木林应对气候变化过程中并未体现出其优势,在 RCP4.5 气候情景下面积稳中有增,而在 RCP8.5 气候情景下,演替前 50a 杉木幼龄林比例增加且成熟林比例减少,林分更新较快,所以面积增加;而随着演替的进行,幼龄林逐渐减少,过熟林与成熟林面积占比由演替初期的 42.4% 减少到演替结束的 20%,近熟林与中龄林占主导,使得面积锐减。RCP8.5 情景下的辐射强迫值与 CO₂ 浓度大约是 RCP4.5 的 2 倍,由此可见,剧烈的气候变化使杉木的生态适应性逐渐减弱,对其生长较为不利。Cadieux P 等^[32] 研究也表明,气候变化会降低针叶树生产力,特别是使成熟林与老龄林减少,许多针叶树种将逐渐被阔叶树覆盖取代,这与本研究结论相似。柳杉林整个演替期间幼龄林比例较低,演替前期成熟林、近熟林和过熟林占比较大,且气候变化加剧使其天然更新速度减慢,所以演替前 150a 面积减少。随演替进行成熟林比重逐渐降低,且随气候变化其适宜生境发生迁移,至演替后期近熟林与中龄林比例增加,林分较为稳定,虽然幼龄林占比始终最低,但演替后期面积仍然呈递增趋势,整体面积相对稳定,这与现行气候下的变化截然相反^[19]。且柳杉林各景观格局指数与气候变化关系不显著,说明柳杉能够在气候变化情景下找到适合自己的生存策略。

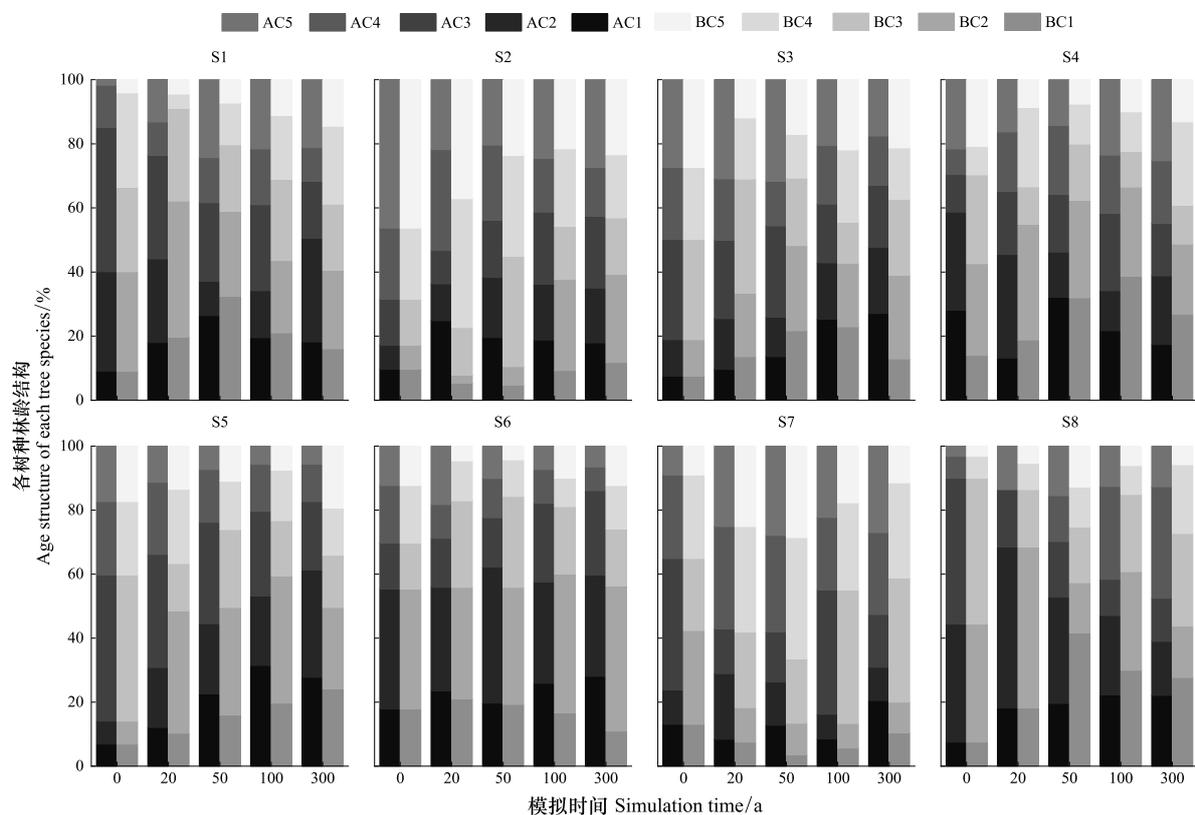


图7 2种气候情景下不同模拟年份各树种年龄构成

Fig.7 Age composition of species in different simulation years under two climate scenarios

C1:过熟林 Overmature forest; C2:成熟林 Mature forest; C3:近熟林 Near-mature forest; C4:中龄林 Half-mature forest; C5:幼龄林 Young forest

对于保护区内珍稀植物猴头杜鹃与长苞铁杉林,气候变化使其聚集度与面积都呈现下降趋势,林龄结构基本都维持在“成熟林>过熟林>近熟林>中龄林>幼龄林”的状态,这种林龄结构不利于林分面积增长。再加上二者本身更新能力较弱,幼苗存活率低、生长时间较长,长苞铁杉迁移能力较差^[31],且气候变化导致二者适宜生境遭到破坏,所以随演替的进行面积逐渐减少,并且这种变化趋势在 RCP8.5 气候情景下表现的更加明显。谭雪等^[33]和邱迎君等^[34]研究也得出相似结论,认为未来气候变化会导致长苞铁杉种群分布范围收缩和生境适宜度下降,分布位置趋于北部和更高海拔的地区。穆振北等^[18]研究表明,当前气候情景下天宝岩自然保护区内猴头杜鹃种群呈增长和稳定发展,但易受外部环境影响,且未来生存竞争较激烈。本研究中,由于气候变化会引起森林环境发生较大改变,生长环境不稳定成为制约猴头杜鹃发展的主要因素。因此,天宝岩国家自然保护区必须尽快加大对长苞铁杉与猴头杜鹃的保护力度。对长苞铁杉与猴头杜鹃的保护建议主要从以下 2 个方面展开:首先,分别对长苞铁杉与猴头杜鹃的核心生长区的生境进行调查研究,进一步研究各气候因素如气温、降水、CO₂浓度等对二者的影响与作用机制,从而有针对性的保护其适宜生境,并适当进行人为干预;其次,由于目前对长苞铁杉与猴头杜鹃幼苗更新、人工繁殖等研究成果较少,研究进展较慢^[35-36],故必须继续加强对其种质资源深入、系统的研究,从根源上解决珍稀物种的濒危现状。

4.2 气候变化对保护区森林景观分布格局的影响分析

整个演替期间,保护区各树种景观演替对气候变化的响应有所差异。硬阔、长苞铁杉与柳杉在气候变化情景下景观格局分布变化不大,而软阔、毛竹、马尾松以及猴头杜鹃多个景观格局指数在不同气候情景下差异显著。阔叶林、马尾松林与柳杉林随气候变化与演替进行,群落结构相对稳定,斑块分布集中,景观形状较为规则。毛竹林与杉木林由于人为干扰等影响,随气候变化斑块破碎化程度较高,景观完整性破坏较严重。猴头杜鹃与长苞铁杉林的聚集度下降而分维度与斑块密度呈递增趋势,主要是由于二者对气候变化较为敏感,适应气候变化能力相对较弱,尤其是长苞铁杉天然更新较慢使得其他树种入侵严重,从而造成随气候变化与演替进行景观破碎化较严重,景观连通性降低。在 2 种气候情景下所有树种的景观分维度虽变化各异,但均在最小值 1.0 上下波动,这反映出保护区内各树种具有一定的应对气候变化的能力,所以较少出现面积剧减或面积剧增的情况。在 RCP4.5 气候情景下,保护区内景观多样性在演替前期显著提高而后下降,演替末期回升至 1.02,均匀度稳中有升,主要是由于演替初期软阔、毛竹、猴头杜鹃以及长苞铁杉幼龄林比例增加,使得保护区内斑块数量增多且形状发生较大改变。随演替进行,长苞铁杉与猴头杜鹃由于更新较慢逐渐衰落,生物多样性明显下降。演替后期各树种年龄结构趋于稳定,阔叶林、马尾松林、杉木林和柳杉林逐步适应气候变化并积极调整生长策略,面积逐渐发展并稳定,致使保护区内景观多样性逐渐增加且各斑块面积逐步向均衡化发展。而多样性指数和均匀度指数变化趋于一致,说明其群落稳定性增强^[37]。而在 RCP8.5 情景下,多样性指数变化趋势整体与 RCP4.5 气候情景下一致,均匀度变化与多样性指数变化趋势趋于复杂,可能主要是由于气候变化与种间竞争使一些树种的生境范围缩小,迫使树种采取“r 对策”生长策略,聚集度减少,各斑块面积差异较大,导致景观破碎化加剧。由此可见,森林景观格局演替对气候变化的响应较为敏感,气候变化越剧烈,则保护区森林景观破碎程度越高。而 RCP8.5 气候情景相较于 RCP4.5 而言 CO₂浓度更高,温度和降水也有所增加,这些都有可能是影响森林景观演替的驱动因子。Gustafson E J 等^[38]曾在研究中表明,在气候变化条件下,相比于降水量和温度,CO₂浓度在森林景观演替过程中发挥着更加重要的作用,是影响森林景观变化的主要驱动因素。本研究由于条件有限,并未进一步分析影响森林景观演替的主要气候驱动因素,这也是今后的研究方向之一。

4.3 模型模拟的不确定性分析

LANDIS 模型目前已被国内外学者广泛应用于森林景观演替方面的研究,但模拟结果往往具有一定的不确定性。LANDIS 模型的验证一般是基于前人研究成果、野外调查以及相关林业知识等结果的合理性进行评价^[39]。而目前针对中亚热带尤其是天宝岩自然保护区在气候变化情景下的森林景观演替动态的研究甚少,所以无法进行比较,且本研究主要目的是预测未来气候变化情景下森林景观演替动态变化趋势,而非准确预

测,所以主要通过野外调查结果对比的方法对模拟结果进行验证。验证结果显示,模拟结果与实际调查值较接近,且在 0.05 的显著性水平下没有拒绝原假设,即说明模型模拟的结果与实际结果差异性不显著,本模拟所使用的参数可以用于保护区森林景观演替的模拟。但由于模型中部分生理生态参数是参考了前人研究或请教相关专家得到的,且由于条件限制,本研究未考虑自然、人为等干扰因素以及海拔差异对森林景观变化的影响,所以会对模型精度产生一定的影响。此外,在模拟未来气候情景下的气温、降水等气象数据时,只模拟到 2100a,其后都假设为 2100a 的水平,而随着时间推迟气候变化情况应该越严重^[1],所以将会使得本研究模拟的结果较实际情况相对保守。在今后的研究中,将尝试把气候变化与各种干扰等因素相结合,充分考虑各种气候因子与地区的空间差异性,不断完善模型,提高预测精度,以发现更多更精确的森林演替规律,并进一步的研究各树种尤其是濒危树种的潜在地理分布格局,从而为天宝岩国家级自然保护区珍稀植物种的保护提供更多的理论依据与参考价值。

5 结论

本文以天宝岩国家级自然保护区为例分析了中亚热带森林在未来不同气候情景下森林景观演替的动态特征,探讨了保护区内各优势树种的地理面积分布、林龄结构以及景观格局等对气候变化的响应特征,主要得到以下结论:

(1) 保护区内各树种的斑块面积对气候变化响应较为敏感,景观多样性指数与均匀度指数对气候变化的响应不显著,其他景观格局指数对气候变化的响应存在差异。毛竹($P < 0.05$)、马尾松($P < 0.01$)、杉木($P < 0.05$)、猴头杜鹃($P < 0.01$)以及长苞铁杉($P < 0.01$)的斑块面积对气候变化响应最为敏感,主要体现为现行气候与未来气候情景下的差异;软阔($P < 0.01$)、毛竹($P < 0.01$)与马尾松($P < 0.05$)的斑块密度与气候变化关系显著,主要表现为 RCP8.5 气候情景与其他气候情景下的差异;不同气候情景下的硬阔、软阔、猴头杜鹃与杉木的景观聚集度有显著差异,软阔、马尾松和猴头杜鹃的景观分维度差异显著,且两者的差异都主要体现在现行气候情景与未来气候情景之间。

(2) 在气候变化情景下,各树种的景观分维度均介于 1.03—1.08,保护区内各景观斑块相对简单规则。毛竹、猴头杜鹃和杉木聚集度下降趋势明显而斑块密度显著上升,长苞铁杉随演替进行面积逐渐减少、聚集度相对较高且斑块密度剧增,马尾松斑块密度缓慢增加而聚集度先降后升,随气候变化这些树种的景观完整度都遭到了不同程度的破坏,且在 RCP8.5 气候情景下景观破碎化更严重。而气候变化对阔叶林与柳杉林的影响则较小,且阔叶林演替期间斑块密度下降而聚集度稳中有增,潜在面积分布呈现出良好的发展势头。

参考文献 (References):

- [1] 樊星, 秦圆圆, 高翔. IPCC 第六次评估报告第一工作组报告主要结论解读及建议. 环境保护, 2021, 49(22): 44-48.
- [2] Wu Y, Wang D Y, Qiao X J, Jiang M X, Li Q X, Gu Z R, Liu F. Forest dynamics and carbon storage under climate change in a subtropical mountainous region in central China. *Ecosphere*, 2020, 11(3): e03072.
- [3] 冯源, 肖文发, 黄志霖, 朱建华, 鄢徐欣. 未来气候变化情景下三峡库区马尾松林生物量固碳动态与空间分异. 生态学杂志, 2019, 38(12): 3567-3576.
- [4] Bezerra T G, Ruschel A R, Emmert F, Nascimento R G M. Changes caused by forest logging in structure and floristic diversity of natural regeneration; relationship between climate variables and forest dynamics in the eastern Amazon. *Forest Ecology and Management*, 2021, 482: 118862.
- [5] 方精云, 朱江玲, 石岳. 生态系统对全球变暖的响应. 科学通报, 2018, 63(2): 136-140.
- [6] 何东进, 游巍斌, 洪伟, 巫丽芸, 詹仕华, 游惠明. 近 10 年景观生态学模型研究进展. 西南林业大学学报, 2012, 32(1): 96-104.
- [7] Girardin M P, Hogg E H, Bernier P Y, Kurz W A, Guo X J, Cyr G. Negative impacts of high temperatures on growth of black spruce forests intensify with the anticipated climate warming. *Global Change Biology*, 2016, 22(2): 627-643.
- [8] Keane R E, Cary G J, Flannigan M D, Parsons R A, Davies I D, King K J, Li C, Bradstock R A, Gill M. Exploring the role of fire, succession, climate, and weather on landscape dynamics using comparative modeling. *Ecological Modelling*, 2013, 266: 172-186.
- [9] 于贵瑞, 李文华, 邵明安, 张扬建, 王绍强, 牛书丽, 何洪林, 戴尔阜, 李发东, 马泽清. 生态系统科学研究与生态系统管理. 地理学报, 2020, 75(12): 2620-2635.

- [10] Wang W J, He H S, Fraser J S, Thompson F R, Shifley S R, Spetich M A. LANDIS PRO: a landscape model that predicts forest composition and structure changes at regional scales. *Ecography*, 2014, 37(3): 225-229.
- [11] Boulanger Y, Taylor A R, Price D T, Cyr D, McGarrigle E, Rammer W, Sainte-Marie G, Beaudoin A, Guindon L, Mansuy N. Climate change impacts on forest landscapes along the Canadian southern boreal forest transition zone. *Landscape Ecology*, 2017, 32(7): 1415-1431.
- [12] 张清华, 郭泉水, 徐德应, 阎洪. 气候变化对我国珍稀濒危树种——珙桐地理分布的影响研究. *林业科学*, 2000, 36(2): 47-52.
- [13] 程肖侠, 延晓冬. 气候变化对中国大兴安岭森林演替动态的影响. *生态学杂志*, 2007, 26(8): 1277-1284.
- [14] 姜思慧, 梁宇, 常瑞英, 黄超, 马天啸, 刘波, 吴苗苗, 张鹏翼. 青藏高原川西云杉林生物量对气候变化的响应. *生态学杂志*, 2020, 39(12): 3903-3912.
- [15] 刘珂艺. 增温 2°C 小兴安岭地区的森林演替动态[D]. 哈尔滨: 黑龙江大学, 2018.
- [16] 吴宇. 中亚热带森林碳库和植物群落对气候变化的响应——以桑植县为例[D]. 武汉: 中国科学院大学(中国科学院武汉植物园), 2020.
- [17] Mladenoff D J. LANDIS and forest landscape models. *Ecological Modelling*, 2004, 180(1): 7-19.
- [18] 穆振北, 陈妍, 王春睿, 李宁, 游巍斌, 刘进山, 蔡昌棠, 何东进. 福建天宝岩国家级自然保护区猴头杜鹃天然种群数量动态和稳定性分析. *植物资源与环境学报*, 2021, 30(1): 44-51, 68-68.
- [19] 周梦遥, 游巍斌, 林美娇, 刘君成, 林雪儿, 何东进, 刘进山, 蔡昌棠. 基于 LANDIS 模型的福建天宝岩森林景观演替动态模拟. *北京林业大学学报*, 2018, 40(8): 12-22.
- [20] Gustafson E J, Shifley S R, Mladenoff D J, Nimerfro K K, He H S. Spatial simulation of forest succession and timber harvesting using LANDIS. *Canadian Journal of Forest Research*, 2000, 30(1): 32-43.
- [21] Liu J Y, Zou H X, Bachelot B, Dong T F, Zhu Z F, Liao Y C, Plenković-Moraj A, Wu Y. Predicting the responses of subalpine forest landscape dynamics to climate change on the eastern Tibetan Plateau. *Global Change Biology*, 2021, 27(18): 4352-4366.
- [22] 马俊, 布仁仓, 邓华卫, 胡远满, 秦秦, 韩凤林. 气候变化对小兴安岭主要阔叶树种地上部分固碳速率影响的模拟. *应用生态学报*, 2014, 25(9): 2449-2459.
- [23] Scheller R M, Domingo J B, Sturtevant B R, Williams J S, Rudy A, Gustafson E J, Mladenoff D J. Design, development, and application of LANDIS-II, a spatial landscape simulation model with flexible temporal and spatial resolution. *Ecological Modelling*, 2007, 201(3/4): 409-419.
- [24] De Bruijn A, Gustafson E J, Sturtevant B R, Foster J R, Miranda B R, Lichti N I, Jacobs D F. Toward more robust projections of forest landscape dynamics under novel environmental conditions: embedding PnET within LANDIS-II. *Ecological Modelling*, 2014, 287: 44-57.
- [25] 郝占庆, 代力民, 贺红土, Mladenoff D J, 邵国凡. 气候变暖对长白山主要树种的潜在影响. *应用生态学报*, 2001, 12(5): 653-658.
- [26] He H S, Mladenoff D J, Crow T R. Linking an ecosystem model and a landscape model to study forest species response to climate warming. *Ecological Modelling*, 1999, 114(2/3): 213-233.
- [27] Wu Y J, Wu S Y, Wen J H, Tagle F, Xu M, Tan J G. Future changes in mean and extreme monsoon precipitation in the middle and lower Yangtze River Basin, China, in the CMIP5 models. *Journal of Hydrometeorology*, 2016, 17(11): 2785-2797.
- [28] 何东进. 景观生态学(第二版). 北京: 中国林业出版社, 2019.
- [29] 刘平, 邹臣丹, 刘红民, 黄超, 董莉莉, 汪成成, 高英旭. 基于 LANDIS 模型的关门山国家森林公园景观动态变化研究. *沈阳农业大学学报*, 2021, 52(1): 62-69.
- [30] 范敏, 彭羽, 王庆慧, 米凯, 卿凤婷. 景观格局与植物多样性的关系及其空间尺度效应——以浑善达克沙地为例. *生态学报*, 2018, 38(7): 2450-2461.
- [31] Van Hecke T. Power study of anova versus Kruskal-Wallis test. *Journal of Statistics and Management Systems*, 2012, 15(2/3): 241-247.
- [32] Cadieux P, Boulanger Y, Cyr D, Taylor A R, Price D T, Solyos P, Stralberg D, Chen H Y H, Brecka A, Tremblay J A. Projected effects of climate change on boreal bird community accentuated by anthropogenic disturbances in western boreal forest, Canada. *Diversity and Distributions*, 2020, 26(6): 668-682.
- [33] 谭雪, 张林, 张爱平, 王毅, 黄丹, 伍小刚, 孙晓铭, 熊勤犁, 潘开文. 孑遗植物长苞铁杉(*Tsuga longibracteata*)分布格局对未来气候变化的响应. *生态学报*, 2018, 38(24): 8934-8945.
- [34] 邱迎君, 易官美, 宁祖林, 黄宏文. 濒危植物长苞铁杉的地理分布和资源现状及致危因素分析. *植物资源与环境学报*, 2011, 20(1): 53-59.
- [35] 朱小龙, 冯大兰. 长苞铁杉天然更新研究 I. 种子的输入与散布. *福建林学院学报*, 2011, 31(3): 212-216.
- [36] 游秀华, 白静, 刘君成, 刘进山, 蔡昌棠, 陈妍, 李宁. 倒木基质对长苞铁杉种苗生长及生理特性的影响. *中国农学通报*, 2020, 36(31): 20-27.
- [37] 李晓娜, 贺红土, 吴志伟, 梁宇. 大兴安岭北部森林景观对气候变化的响应. *应用生态学报*, 2012, 23(12): 3227-3235.
- [38] Gustafson E J, Miranda B R, Sturtevant B R. How do forest landscapes respond to elevated CO₂ and ozone? Scaling aspen-FACE plot-scale experimental results. *Ecosphere*, 2020, 11(6): e03162.
- [39] 罗旭, 王聿丽, 张金荃. 气候变化和林火干扰对大兴安岭林区地上生物量影响的动态模拟. *应用生态学报*, 2018, 29(3): 713-724.