

空间异质性对样地数据空间外推的影响^{*}

梁 宇^{1,2} 贺红士¹ 胡远满^{1**} 布仁仓¹

(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 应用模型结合的方法模拟了3个空间异质性等级预案下反应变量(气候变化下景观水平的树种分布面积)的变化情况,并分析模拟结果在预案之间的差异性,探讨了环境空间异质性对样地观测到的树种对气候变化响应向更大空间尺度外推的影响.结果表明:空间异质性在一般情况下对样地数据向土地类型尺度外推没有影响,而对样地尺度外推到海拔带尺度的影响则有较复杂的情况.对于对气候变化不敏感的树种以及非地带性树种,空间异质性对样地数据向海拔带尺度外推没有影响;对于大多数对气候变化敏感的地带性树种而言,空间异质性对样地数据向海拔带尺度外推则有影响.

关键词 气候变化 森林景观预测 空间异质性 空间外推 尺度 LANDIS 样地数据

文章编号 1001-9332(2012)01-0185-08 **中图分类号** Q149 **文献标识码** A

Effects of spatial heterogeneity on spatial extrapolation of sampling plot data. LIANG Yu^{1,2}, HE Hong-shi¹, HU Yuan-man¹, BU Ren-cang¹ (¹*Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China*; ²*Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China*). -*Chin. J. Appl. Ecol.*, 2012, 23(1): 185-192.

Abstract: By using model combination method, this paper simulated the changes of response variable (tree species distribution area at landscape level under climate change) under three scenarios of environmental spatial heterogeneous level, analyzed the differentiation of simulated results under different scenarios, and discussed the effects of environmental spatial heterogeneity on the larger spatial extrapolation of the tree species responses to climate change observed in sampling plots. For most tree species, spatial heterogeneity had little effects on the extrapolation from plot scale to class scale; for the tree species insensitive to climate warming and the azonal species, spatial heterogeneity also had little effects on the extrapolation from plot-scale to zonal scale. By contrast, for the tree species sensitive to climate warming, spatial heterogeneity had effects on the extrapolation from plot scale to zonal scale, and the effects could be varied under different scenarios.

Key words: climate change; forest landscape prediction; spatial heterogeneity; spatial extrapolation; scale; LANDIS; sampling plot data.

气候变化、环境污染、生物多样性损失以及土地利用变化等大尺度问题受到了越来越多的关注,而大尺度数据的获取容易受到财力、技术等资源的限制,所以研究这些问题所用的观测数据大多是从样地尺度收集而来.大多数森林景观对气候变化响应的预测就是基于样地水平的实验与模型的结合而实现^[1-3].将样地观测数据用于模型的参数化,然后应用森林景观模型来模拟长期的生物与非生物因子间

相互作用的复杂空间过程,该模拟结果可以代表景观尺度上森林生态系统对气候变化的响应,从而实现由样地尺度向更大空间尺度的外推.但是,由于环境因子空间异质性的存在,使有限数量的实验样地的研究结果不能简单地外推到更大的空间尺度^[4].小尺度上物种间的相互作用可能被大尺度的环境异质性作用所掩盖^[5-7].如何将样地尺度的研究有效地外推到更大的空间尺度上成为当今生态学家面临的重大挑战^[8],迎接这一挑战首先需要明确环境异质性对空间外推的影响.

森林生态系统样地水平的实验一般在范围较小且环境均质的区域开展^[6],大多用来长期监测森林

^{*} 中国科学院创新团队国际合作计划项目(KZCX2-YW-T06)、国家重点基础研究发展计划项目(2009CB421101)和中国科学院知识创新工程重要方向项目(KZCX2-YW-444)资助.

^{**} 通讯作者. E-mail: huym@iae.ac.cn

2011-04-28 收稿, 2011-10-09 接受.

生态系统与气候变化之间的关系. 这些实验通常包括对环境参数(温度和降水)和生理/生态参数(树种的生长速率、死亡率、密度和结构)的测定. 环境参数与生理/生态参数之间的关系可用来验证现存的预测模型以及发展新的森林景观模型^[3, 9-12]. 环境与生理/生态参数之间的关系所代表的空间范围取决于环境的空间异质性程度: 在空间异质性程度较低的环境中, 这种关系能够代表的空间范围相对较大; 在空间异质性程度较高的景观中, 这种关系所代表的空间范围相对较小. 与高异质性景观相比, 在低空间异质性景观中样地数据所代表的空间尺度较大. 有研究指出, 如果能够明确空间异质性对小尺度向不同尺度空间外推的影响, 并且定量不同尺度的空间异质性, 就能够找到合适的方法把小尺度上的观察数据整合到不同尺度上^[13].

本文通过对气候变化背景下森林景观变化的预测研究, 探讨了环境的空间异质性对样地观测到的气候变化响应向更大空间尺度外推的影响. 假定 3 个空间异质性等级预案(高、中、低异质性等级)下的实验样地分别代表不同的观测尺度(样地尺度、土地类型尺度、海拔带尺度), 应用林窗模型(LINKAGES)与森林景观模型(LANDIS)相结合的方法分别模拟 3 个预案的气候变化下景观水平的树种分布面积, 然后比较不同异质性等级预案的模拟结果是否存在差异, 分析了空间异质性对样地尺度向土地类型尺度的空间外推是否有影响以及空间异质性对样地尺度向海拔带尺度的空间外推是否有影响, 旨在提高应用样地数据进行森林景观预测的精确性.

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

本研究区为长白山自然保护区及其周围 8 km 扩展范围(41°62′—42°49′ N, 127°59′—128°38′ E, 图 1). 长白山是位于我国吉林省东部的火山, 是松花江、图们江和鸭绿江的源头. 研究区冬季盛行风来自干冷的大陆, 气候寒冷而干燥; 夏季盛行风来自海洋, 气候温暖湿润, 年均降水和气温分别为 1012 mm 和 -3.2 °C, 生长季约 150 d. 长白山 4 个坡向的地形特征不同, 北坡相对较缓, 其他 3 个坡向相对较陡. 区内主体山地生态系统垂直分异显著, 形成了 5 个地带性植被带: 阔叶林带分布在海拔 750 m 以下的山地和丘陵, 为次生林, 组成树种有蒙古栎(*Quercus mongolica*)、槲树(*Quercus dentate*)、山杨(*Populus daviana*)、白桦(*Betula platyphylla*); 阔叶红松林带

分布于海拔 750 ~ 1100 m 的玄武台地, 组成树种有红松(*Pinus koraiensis*)、紫椴(*Tilia amurensis*)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)、蒙古栎、春榆(*Ulmus propinqua*)、枫桦(*Betula costata*)、色木槭(*Acer mono*)、黄菠萝(*Phellodendron amurense*)、大青杨(*Populus ussuriensis*)、胡桃楸(*Juglans mandshurica*)等; 云冷杉林带分布在海拔 1100 ~ 1700 m 的玄武岩高原, 云冷杉林占优势, 林分密度大, 立木以长白鱼鳞云杉(*Picea jezoensis* var. *domarovii*)、红皮云杉(*Picea koraiensis*)为主, 混有臭冷杉(*Abies nephrolepis*)、岳桦(*Betula ermanii*)和长白落叶松(*Larix olgensis*); 岳桦林带分布在海拔 1700 ~ 2100 m, 优势树种为岳桦, 混有少量的长白落叶松; 高山苔原带位于长白山森林界限以上的白头山中、上部, 海拔 2100 m 以上, 主要植物种类有牛皮杜鹃(*Rhododendrin aureum*)、苞叶杜鹃(*Rhododendrin redowskianum*)、毛毡杜鹃(*Rhododendrin confertissimum*)、笃斯越桔(*Vaccinium uliginosum*)、松毛翠(*Phyllodoce caerulea*)等.

在长白山自然保护区已经进行了关于森林生态系统对气候变化响应的模型预测研究^[1, 14-15]; 另外, 很多生态系统过程研究项目也在长白山开展, 如主要森林生态系统的树种分布格局、空间变异^[16-19]、养分循环^[20-21]等. 这些工作都为本研究提供了依据. 更重要的是, 长白山地区的气候、地形等环境因子的空间异质性较明显, 便于进一步分析环境异质性对空间外推的影响.

1.2 研究方法

1.2.1 空间异质性预案设计 海拔、坡向和坡度等地形因子影响山地环境的空间异质性. 海拔控制研究区尺度上的植被分布格局, 体现在随着海拔高度的升高而存在明显的垂直分异, 即 5 个典型的植被带(苔原带、岳桦林带、云冷杉林带、阔叶红松林带、阔叶林带, 图 2), 由于苔原带几乎没有乔木, 仅有矮小的灌木、多年生的草本、地衣、苔藓等形成的苔原植被, 所以本文只对岳桦林带、云冷杉林带、阔叶红松林带、阔叶林带进行研究; 坡向(东坡、南坡、西坡、北坡、平坡, 图 2)控制小尺度上的物种组成(物种多样性); 坡度通过控制土壤厚度、养分的空间差异, 在小尺度上影响物种的生长情况. 为了观测森林生态系统对气候变化的响应, 加之长白山大部分山体的坡度相对较缓, 所以本文选择海拔和坡向两个因子来体现长白山的空间异质性.

通过空间叠加海拔带和坡向图, 得到研究区土

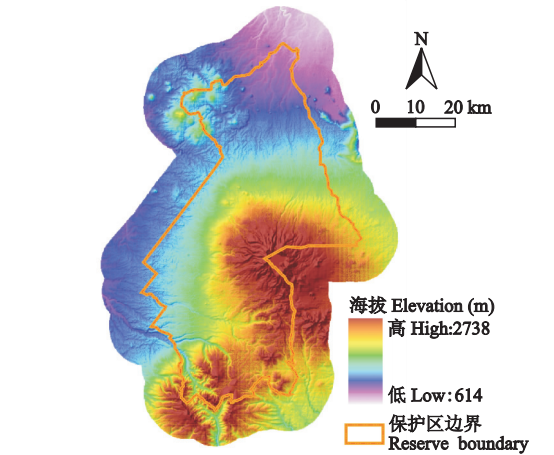


图1 研究区地理位置示意图
Fig. 1 Sketch map of geographical location of study area.

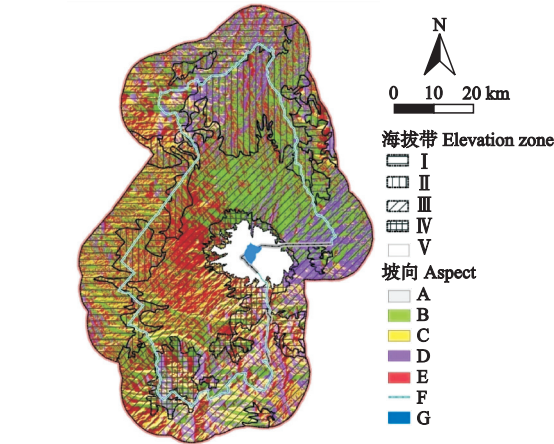


图2 研究区海拔带与坡向图
Fig. 2 Map of elevation zones and aspects in the study area.

I:阔叶林带 Hardwood forest zone; II:阔叶红松林带 Korean pine hardwood forest zone; III:云冷杉林带 Spruce-fir forest zone; IV:岳桦林带 Subalpine birch forest zone; V:苔原带 Tundra zone. A:平坡 Flat; B:北坡 North slope; C:南坡 South slope; D:东坡 East slope; E:西坡 West slope; F:保护区边界 Reserve boundary; G:天池 Tian Lake.

地类型单元图,每一个土地类型单元内部的环境是均质的,而单元之间的环境是异质的. 分别在每个海拔带内随机选择一个土地类型单元(随机选择5次作为平行预案)设置观测样地,4个海拔带各设置1个观测样地. 组合不同土地类型单元用以假定不同环境异质性等级. 共假定3个环境异质性等级预案:预案1(S_1)假定在4个样地上对气候变化的观测只能代表其所在土地类型单元上的观测(观测尺度为样地尺度),在其他土地类型单元上没有观测, S_1 为最高异质性等级;预案2(S_2)假定在4个样地上对气候变化的观测能代表其所在土地类型单元及相同土地类型(即相同海拔带、相同坡向的土地类型)上的观测(观测尺度为土地类型尺度),在其他土地类

型单元上没有观测, S_2 为中等异质性等级;预案3(S_3)假定在4个样地上对气候变化的观测能代表其所在土地类型单元及与该土地类型单元相同海拔带的所有土地类型单元的观测(观测尺度为海拔带尺度),该预案下4个样地的观测范围就是4个海拔带范围, S_3 为最低异质性等级.

1.2.2 森林景观对气候变化响应的预测 用生态系统过程模型(LINKAGES)^[22-23]模拟每一个土地类型单元上树种对现行气候和变暖气候条件的响应^[1, 14]. 现行气候数据根据气象站数据用 ArcGIS 插值得到,气候变暖数据(CCC3)来源于加拿大气象中心^[24]. LINKAGES 集成了气象数据、土壤水分养分数据和树种生理生态数据等样地尺度观测到的数据,模拟输出每一个土地类型单元上现行和变暖气候条件下的物种生物量. 将两种气候条件下的生物量转化成两套物种建群系数(SEC),包括现行气候条件下的 SEC 和变暖气候条件下的 SEC. 物种建群系数用来定量树种对环境的适应性,SEC 值越高表示物种在该土地类型单元上的建群可能性越高^[25]. 对于一个指定树种来说,受环境因子空间异质性的影响,SEC 值也存在空间变化,但在一个均质的环境(如一个土地类型单元内部)中,只有一个 SEC 值.

将 LINKAGES 与空间直观景观模型 LANDIS 相结合,预测景观水平的森林生态系统对气候变化的响应. LANDIS 以 SEC 作为输入参数之一,模拟现行气候和变暖气候条件下森林演替和景观过程^[1];反应变量(树种分布面积)由 LANDIS 的模拟结果统计得出.

不同异质性等级预案的参数设置方法是在样地所代表的土地类型单元上赋变暖气候条件下的 SEC,即在样地所能代表的范围上能够观测到树种对气候变化的响应,而在其他土地类型单元上赋现行气候条件下的 SEC 值,即在样地代表范围以外的地区不能够观测到树种对气候变化的响应. 也就是说,气候变化对森林生态系统的影响只体现在实验样地所代表的土地类型单元上,实验样地代表范围以外的土地类型单元上没有气候变化影响的观测数据. 空间异质性对外推是否有影响可以通过比较不同预案的模拟结果得出.

本文利用 LANDIS 6.0 (<http://www.missouri.edu/~landis.htm>)模拟了研究区12个常见树种(红松、云杉、冷杉、岳桦、白桦、落叶松、蒙古栎、紫椴、枫桦、山杨、色木槭、春榆)在3个异质性等级预案下的树种分布情况. 每个预案都设5个平行预案,每个

平行预案各进行 5 次重复模拟,重复模拟是只改变随机种子数,而不改变预案的输入参数. 模拟时间为 1990—2190 年,时间步长为 5 年. 为了与以前的研究^[1]相匹配,本文所有空间数据的分辨率均为 100 m×100 m. 由于本文主要关注树种的自然演替,所以没有模拟采伐、风、火等干扰.

1.3 数据处理

应用 LANDIS 6.0 Statistics 统计 LANDIS 的模拟结果,将统计结果(有树种存在的相元数)转化成分布面积百分比(即用有树种存在的相元数除以研究区的总相元数). 模拟时间(200 年)分 3 个阶段来分析:短期(0 ~ 50 年)、中期(50 ~ 100 年)、长期(100 ~ 200 年). 采用 SPSS 16.0 软件对 S_1 、 S_2 、 S_3 进行方差分析(one-way ANOVA),以检验 3 个预案模拟结果之间的差异性,本文设显著性水平为 $\alpha = 0.05$. 首先用 Levene 检验法对数据进行方差齐性检验,检验结果用以判断预案之间的多重比较;然后进行 ANOVA 以及均值相等的进一步检验(计算 Brown-Forsythe 统计量,以检验组均值是否相等);最后,在 3 个预案间做多重比较,根据第一步的检验

结果,预案间方差齐性用 LSD 检验法,预案间方差非齐性用 Dunnett's T3 检验法. S_1 、 S_2 、 S_3 之间差异不显著说明空间异质性对样地尺度观测的气候变化响应向土地类型尺度、海拔带尺度外推没有影响,样地尺度数据可以外推到更大尺度上; S_1 与 S_2 差异显著说明空间异质性对样地尺度观测的气候变化响应向土地类型尺度外推有影响,样地数据对土地类型尺度的预测不可靠; S_1 与 S_3 差异显著说明空间异质性对样地尺度观测的气候变化响应向海拔带尺度外推有影响,样地数据对海拔带尺度的预测不可靠.

2 结果与分析

落叶松在研究区的分布很广,气候变化条件下其分布面积百分比在整个模拟期间(1990—2090 年)呈显著上升趋势(图 3). S_1 预案预测落叶松的平均分布面积百分比为 18.7% (短期)、21.0% (中期)、22.9% (长期); S_2 预案下分别为 18.9%、21.2%、23.0%; S_3 预案下分别为 19.0%、21.5%、23.4% (图 4). 云杉的面积百分比在整个模拟期间也呈上升趋势(图 3). 方差分析结果表明,云杉和落

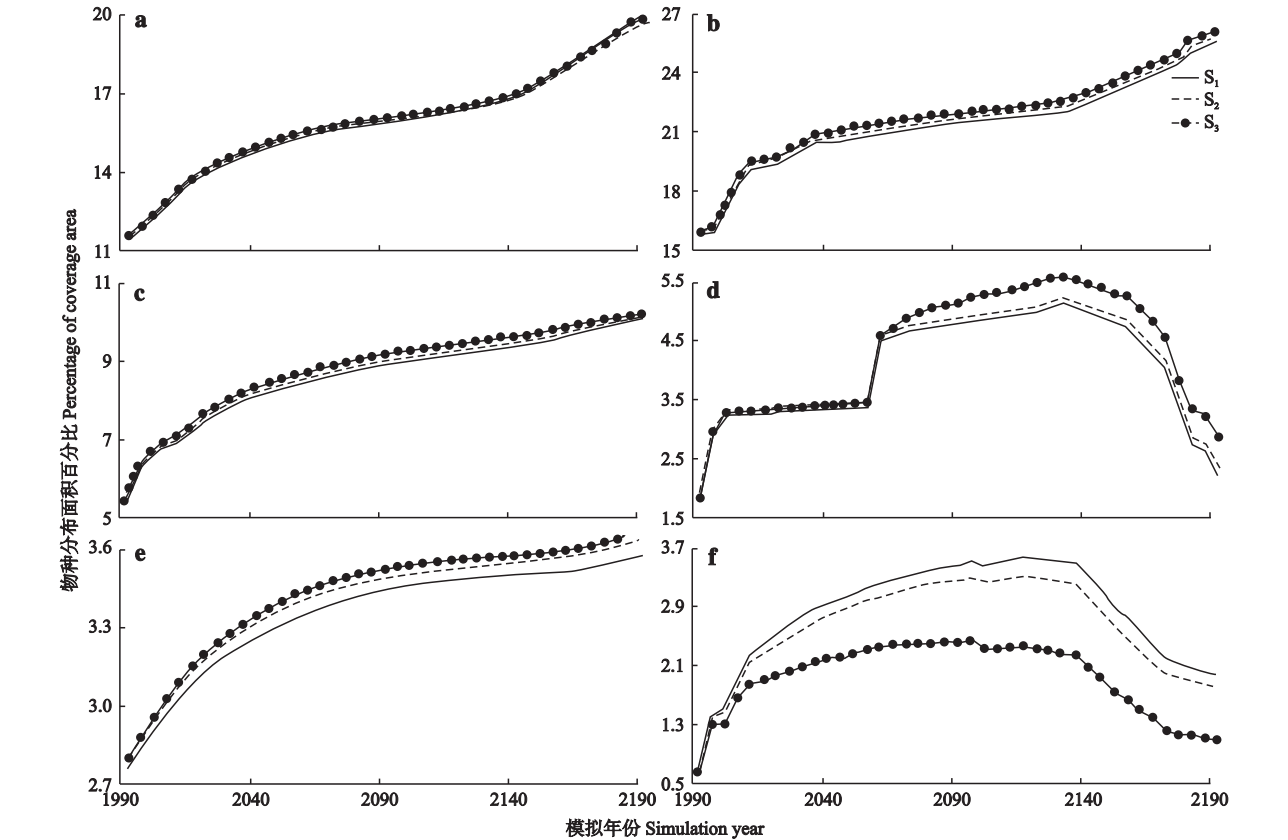


图 3 整个模拟期间(1990—2190 年)不同异质性等级预案(S_1 、 S_2 、 S_3)的树种分布面积预测
Fig. 3 Prediction of distribution area for species under different scenarios (S_1 , S_2 , S_3) during the entire simulation period (from 1990 to 2190).
a) 云杉 Spruce; b) 落叶松 Larch; c) 红松 Korean pine; d) 岳桦 Mountain birch; e) 蒙古栎 Oak; f) 白桦 Birch. 下同 The same below.

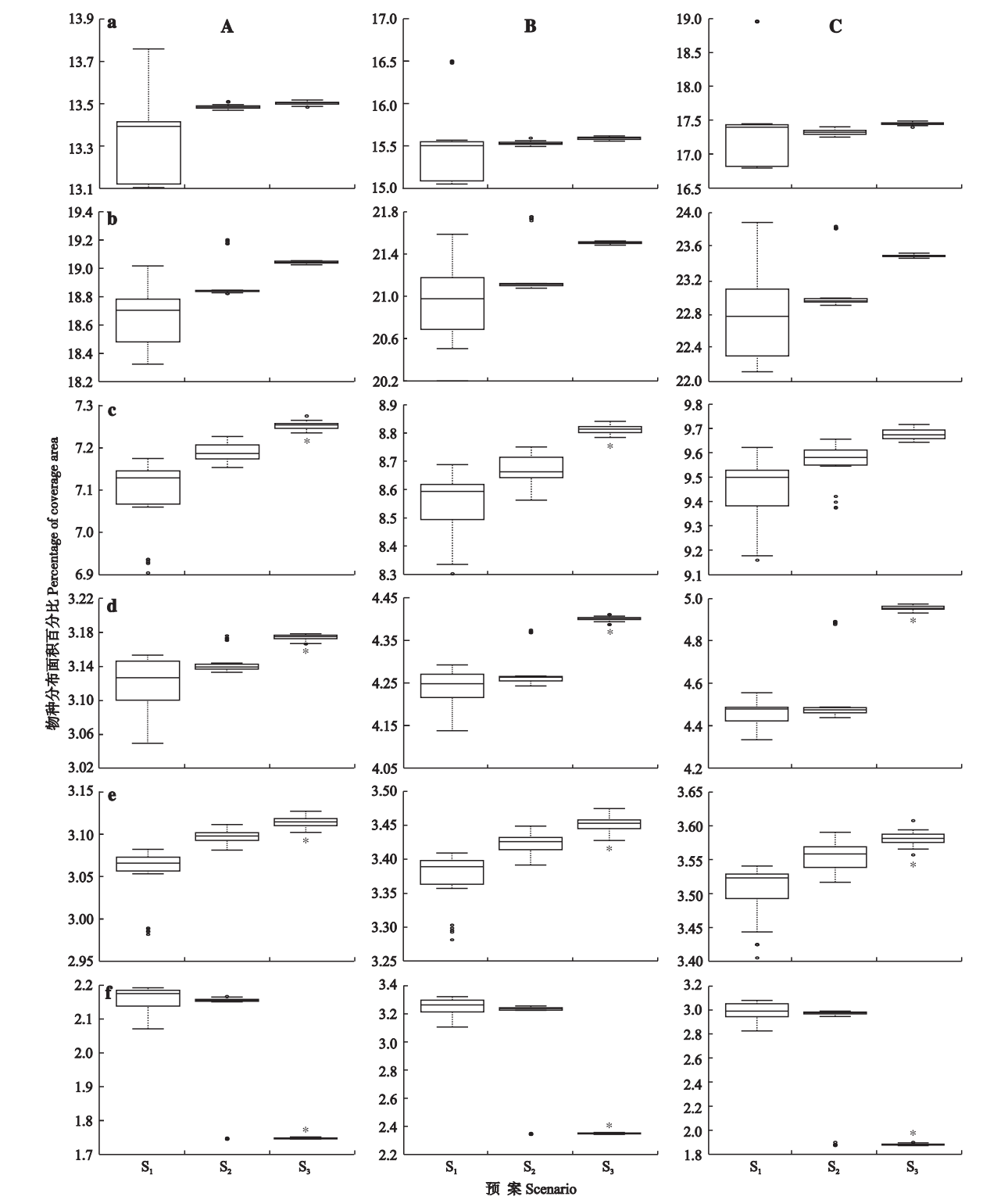


图 4 短期(0~50 年,A)、中期(50~100 年,B)、长期(100~200 年,C)3 个模拟期预测的物种分布面积在不同异质性等级预案(S₁、S₂、S₃)之间的差异性分析

Fig. 4 Differences analysis in distribution area for species between different scenarios (S₁, S₂, S₃) in the short (0–50 years, A), medium (50–100 years, B) and long terms (100–200 years, C) separately.

* P<0.05. 长方形代表 25% 与 75% 的置信区间,上、下短线代表最大、最小值,离散点代表异常值 Rectangle represented 25% and 75% confidence intervals, the upper and lower short-line represented maximum and minimum value, discrete points represented abnormal values.

叶松在 3 个异质性等级预案(S₁、S₂、S₃)下预测面积之间的差异不显著,说明对于这两个树种来说,空间异质性对样地数据用于气候变化下的森林景观变化预测没有影响,Brown-Forsythe 检验进一步验证了这

一结果. 根据多重比较的结果, S_1 与 S_2 以及 S_1 与 S_3 之间的差异也不显著, 说明云杉、落叶松的样地数据可以可靠地预测土地类型尺度和海拔带尺度的变化.

3 个预案下红松、蒙古栎的分布面积百分比在整个模拟期间均随气候变化而逐渐增加, 而岳桦和白桦则呈先增加后减少的变化趋势(图 3). 白桦在 S_1 预案下的面积百分比明显大于 S_2 、 S_3 , 其他树种则是 S_3 大于 S_2 、 S_1 (图 3). 红松在短期和中期模拟时, S_1 与 S_2 之间的差异不显著, 而 S_1 与 S_3 之间的差异显著, 说明在研究气候变化下红松中短期的尺度变化时, 空间异质性对样地观测到的气候变化响应向土地类型尺度外推没有影响, 向海拔带尺度外推有影响; 而对于长期模拟, S_1 与 S_2 以及 S_1 与 S_3 之间的差异均不显著, 说明空间异质性对红松的样地观测数据用于长期景观预测时无影响. 对于短期、中期、长期模拟, 岳桦、蒙古栎、白桦的 S_1 与 S_2 之间的差异均不显著, 而 S_1 与 S_3 之间的差异均显著, 说明对于岳桦、蒙古栎、白桦来说, 空间异质性对样地观测到的气候变化响应向土地类型尺度外推无影响, 而对样地观测数据向海拔带尺度外推有影响.

云杉、落叶松、红松、岳桦、蒙古栎、白桦这 6 个树种的结果概括了本研究模拟的 12 个树种的变化趋势, 故在此只列出这 6 个树种的结果.

3 讨 论

以往的研究结果表明, 当前的样地数量和位置对长白山地区森林景观对气候变化响应的预测有一定限制^[26]. 长白山地区的固定样地建立在 20 世纪 80 年代中期, 其目的是监测长白山的主要林型, 而没有考虑到空间异质性. 如果用有限数量的样地水平实验来预测森林景观对气候变化的响应, 容易对环境异质性做出不清楚的假设, 从而得出不准确的预测结果. 所以明确环境异质性对空间外推的影响是将小尺度研究向大尺度空间外推的关键之一.

本研究结果显示, 环境异质性在有些情况下对空间外推没有影响. 如所有模拟树种的预测分布面积在 S_1 与 S_2 预案之间差异均不显著, 说明空间异质性对样地数据向土地类型尺度外推没有影响, 样地尺度的观测数据可以可靠地外推到样地所在的土地类型上, 这为今后在土地类型尺度上设置样地收集数据提供了依据. 对于某些树种, 环境异质性不仅对样地数据向土地类型尺度外推不产生影响, 而且对样地数据向海拔带尺度外推也没有影响, 这种情况一般出现在对气候变化不敏感的树种以及非地带

性树种. 云杉是对气候变化不敏感的树种, 其总分布面积在当前气候条件和气候变暖条件下没有显著变化^[1]. 非地带性树种以落叶松为代表, 落叶松能够适应多种环境, 其目前的分布几乎跨越了所有海拔带^[2, 27], 在气候变化后, 由于适宜生境的扩大, 分布面积进一步增加^[28]. 上述情况下, 样地尺度的实验能够代表更大的空间尺度.

有些情况下环境异质性影响空间外推, 使样地数据不能简单地外推到更大尺度上, 这种情况大多发生在对气候变化敏感的地带性树种. 如岳桦、蒙古栎、白桦的分布面积在 S_1 与 S_3 之间差异显著, 说明样地观测到的气候变化响应不能直接外推到该样地所在的海拔带上. 环境异质性对空间外推的这种影响可能在不同的模拟期间发生变化. 如红松在短期和中期模拟时, S_1 与 S_2 之间的差异不显著, S_1 与 S_3 之间的差异显著, 而对于长期模拟, S_1 与 S_2 以及 S_1 与 S_3 之间的差异均不显著, 说明在研究气候变化下红松中短期的尺度变化时, 空间异质性对样地观测到的气候变化响应向土地类型尺度外推没有影响, 向海拔带尺度外推有影响, 而空间异质性对红松的样地观测数据用于长期景观预测时无影响.

对于不同树种来说, 空间异质性对在样地水平观测到的气候变化响应向大尺度空间外推的影响体现在树种对环境异质性单元的敏感性. 研究这一问题, 有助于在样地水平上根据不同研究目的树种来设计样地. 不同树种对环境空间异质性的反应并不一样, 有些树种对环境异质性表现出强烈的敏感性, 有些树种则对环境异质性不那么敏感. 有些树种在不同土地类型单元上有不同的适应性(表现出不同的生理/生态反应), 而有些树种则不是对所有的土地类型单元都有不同的适应性, 特别是对同一土地类型内的土地类型单元. 树种对不同土地类型单元的适应性(即树种对环境空间异质性的敏感性)影响样地数据外推到更大尺度上的有效性研究. 通常来说, 广谱树种对于大多数土地类型都有较强的适应性, 而生境特异性树种则只对某些特定的土地类型表现出偏好性, 从而表现出对土地类型单元的敏感性. 对环境空间异质性不清楚的认识会导致过高或过低的预测结果. 如 S_1 预案预测的白桦面积百分比明显大于 S_2 、 S_3 , 这说明对空间异质性的错误判断可能会得出过高的预测结果.

即使在研究区所有的土地类型上都设置观测样地, 其研究或预测的结果也不一定能够代表研究区范围(景观尺度). 这是因为样地水平观测到的结果

是非空间过程的结果,而景观水平的变化是多种生物和非生物因子相互作用的复杂空间过程。因此,本文采用景观模型与样地观测数据相结合的方法来解决这一问题。用样地(土地类型水平)观测的实验数据[通常包括环境因子的观测数据(温度和降水)和物种的生理/生态数据(树木生长速率、死亡率、密度及结构)]作为景观模型的输入参数,通过运行景观模型来模拟生物和非生物因子间相互作用的复杂空间过程,模拟结果可以代表景观尺度上森林生态系统对气候变化的响应。生态系统过程模型与森林景观模型相结合方法的不确定性来源于 LINKAGES 模型输出的物种建群系数(SEC)以及 LANDIS 模型的随机模块。这两方面的不确定性都已在以往的工作中进行检验分析,结果表明,输入参数的不确定性对景观尺度的模拟结果影响很小^[29-30]。

今后将进一步进行环境空间异质性对空间外推影响的机理研究,通过机理研究明确如何设置样地(包括样地的数量和位置)才能实现可靠地空间外推。

4 结 论

通过检验气候变化下物种分布面积预测在高、中、低 3 个异质性等级预案之间的差异性,可以得出空间异质性对样地数据向大尺度空间外推的影响。结果表明:空间异质性对样地尺度向土地类型尺度外推没有影响,样地尺度的观测数据可以可靠地外推到样地所在的土地类型上。而空间异质性对样地尺度外推到海拔带尺度的影响则有较复杂的情况:对于对气候变化不敏感的树种(如云杉)以及非地带性树种(如落叶松)来说,空间异质性对样地数据向海拔带尺度外推没有影响,即样地观测结果可以代表样地所在海拔带的观测;对于大多数对气候变化敏感的地带性树种(如岳桦、蒙古栎、白桦、红松)而言,由于空间异质性的影响,样地数据不能简单地外推到海拔带尺度,而且,这种影响可能会在不同的模拟期发生变化(如红松);对环境空间异质性不准确的判断会导致过高或过低的预测结果。

参考文献

- [1] He HS, Hao ZQ, Mladenoff DJ, *et al.* Simulating forest ecosystem response to climate warming incorporating spatial effects in north-eastern China. *Journal of Biogeography*, 2005, **32**: 2043-2056
- [2] Zhao SD, Yan XD, Yang SH, *et al.* Simulating responses of northeastern China forests to potential climate change. *Journal of Forestry Research*, 1998, **9**: 166-172
- [3] Bugmann H. A review of forest gap models. *Climatic Change*, 2001, **51**: 259-305
- [4] Huber PR, Greco SE, Thorne JH. Spatial scale effects on conservation network design: Trade-offs and omissions in regional versus local scale planning. *Landscape Ecology*, 2010, **25**: 683-695
- [5] Melbourne BA, Chesson P. Scaling up population dynamics: Integrating theory and data. *Oecologia*, 2005, **145**: 179-187
- [6] Schmitz OJ. Scaling from plot experiments to landscapes: Studying grasshoppers to inform forest ecosystem management. *Oecologia*, 2005, **145**: 225-234
- [7] Steele MA, Forrester GE. Small-scale field experiments accurately scale up to predict density dependence in reef fish populations at large scales. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2005, **102**: 13513-13516
- [8] Peterson DL, Parker VT. Ecological Scale: Theory and Applications. New York: Columbia University Press, 1998
- [9] He HS, Hao ZQ, Larsen DR, *et al.* A simulation study of landscape scale forest succession in northeastern China. *Ecological Modelling*, 2002, **156**: 153-166
- [10] Bugmann H. A simplified forest model to study species composition along climate gradients. *Ecology*, 1996, **77**: 2055-2074
- [11] Deng H-P (邓慧平), Wu Z-F (吴正方), Zhou D-W (周道玮). Response of broadleaved *Pinus koraiensis* forests in Xiaoxinganling Mt. to global climate change: A dynamic modeling. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, 2000, **11**(1): 43-46 (in Chinese)
- [12] Wang YQ, Zhou Y, Yang J, *et al.* Simulation of short-term post-fire vegetation recovery by integration of LANDFIRE data products, DNBR data and LANDIS modeling. *Annals of GIS*, 2009, **15**: 47-59
- [13] Underwood N, Hamback P, Inouye BD. Large-scale questions and small-scale data: Empirical and theoretical methods for scaling up in ecology. *Oecologia*, 2005, **145**: 177-178
- [14] Hao Z-Q (郝占庆), Dai L-M (代力民), He H-S (贺红士), *et al.* Potential response of major tree species to climate warming in Chingbai Mountain. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, 2001, **12**(5): 653-658 (in Chinese)
- [15] Shao GF, Yan XD, Bugmann H. Sensitivities of species compositions of the mixed forest in eastern Eurasian continent to climate change. *Global and Planetary Change*, 2003, **37**: 307-313
- [16] Hao ZQ, Zhang J, Song B, *et al.* Vertical structure and spatial associations of dominant tree species in an old-growth temperate forest. *Forest Ecology and Manage-*

- ment, 2007, **252**: 1–11
- [17] Shao GF, Schall P, Wishampel JF. Dynamic simulations of mixed broadleaved-*Pinus koriensis* forests in the Changbaishan Biosphere Reserve of China. *Forest Ecology and Management*, 1994, **70**: 169–181
- [18] Zhang J, Hao ZQ, Song B, *et al.* Fine-scale species co-occurrence patterns in an old-growth temperate forest. *Forest Ecology and Management*, 2009, **257**: 2115–2120
- [19] Wang XG, Hao ZQ, Ye J, *et al.* Spatial variation of species diversity across scales in an old-growth temperate forest of China. *Ecological Research*, 2008, **23**: 709–717
- [20] Dai LM, Wu JG, Zhao JZ, *et al.* Carbon cycling of alpine tundra ecosystems on Changbai Mountain and its comparison with arctic tundra. *Science in China Series D: Earth Sciences*, 2002, **45**: 903–910
- [21] Geng X, Pastor J, Dewey B. Decay and nitrogen dynamics of litter from disjunct, congeneric tree species in old-growth stands in northeastern China and Wisconsin. *Canadian Journal of Botany*, 1993, **71**: 693–699
- [22] Pastor J, Post WM. Development of a Linked Forest Productivity-Soil Process Model. Oak Ridge, TN, USA: Oak Ridge National Laboratory, 1985
- [23] Post WM, Pastor J. Linkages: An individual-based forest ecosystem model. *Climatic Change*, 1996, **34**: 253–261
- [24] Flato GM, Boer GJ. Warming asymmetry in climate change simulations. *Geophysical Research Letters*, 2001, **28**: 195–198
- [25] Mladenoff DJ, He HS. Design and behaviour of LANDIS, an object-oriented model of forest landscape disturbance and succession// Mladenoff DJ, Baker WL, eds. *Advances in Spatial Modeling of Forest Landscape Change: Approaches and Applications*. Cambridge: Cambridge University Press, 1999: 125–162
- [26] Liang Y, He HS, Bu RC, *et al.* Are plot data effective for landscape prediction: A simulation study of tree species response to climate warming under varying environmental heterogeneity. *Annals of Forest Science*, 2011, **68**: 899–909
- [27] Yan XD, Zhao SD. Simulating the response of Changbai Mt. forests to potential climate change. *Journal of Environmental Sciences*, 1996, **8**: 354–366
- [28] Leng W-F (冷文芳), He H-S (贺红士), Bu R-C (布仁仓), *et al.* Sensitivity analysis of the impacts of climate change on potential distribution of three larch (*Larix*) species in northeastern China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2007, **31**(5): 825–833 (in Chinese)
- [29] Xu CG, He HS, Hu YM, *et al.* Assessing the effect of cell-level uncertainty on a forest landscape model simulation in northeastern China. *Ecological Modelling*, 2004, **180**: 57–72
- [30] Xu CG, He HS, Hu YM, *et al.* Latin hypercube sampling and geostatistical modeling of spatial uncertainty in a spatially explicit forest landscape model simulation. *Ecological Modelling*, 2005, **185**: 255–269

作者简介 梁宇,女,1985年生,博士研究生.主要从事景观生态学、森林景观模型、空间外推研究. E-mail: liangyys@gmail.com

责任编辑 杨弘
