

浙江天童国家森林公园植被自然演替动态模拟*

吕娜^{1,2} 倪健^{1,2,3**}

(¹ 华东师范大学环境科学系, 上海 200062; ² 浙江天童森林生态系统国家野外科学观测研究站, 浙江宁波 315114; ³ 中国科学院地球化学研究所环境地球化学国家重点实验室, 贵阳 550002)

摘要 应用空间明晰景观模型 LANDIS 6.0 PRO, 以浙江天童国家森林公园常绿阔叶林为研究对象, 根据天童国家野外观测站的长期研究和观测数据对 LANDIS 模型进行参数化, 模拟无干扰情况下常绿阔叶林在未来 500 年间的演替动态, 分析优势种和主要景观类型的空间分布以及年龄结构组成, 揭示了常绿阔叶林演替的规律. 结果表明: 研究区物种的交替多发生在常绿阔叶林阶段之前, 马尾松、白栎和枫香等先锋物种在演替初期占有较大比例, 但随着时间的推移逐渐退出, 木荷和栲树等物种在演替后期占有较大优势, 并逐渐发展成木荷-栲树顶极群落; 无干扰的情况下, 在演替前期, 群落多由幼龄林构成, 后期则多以成熟林或过熟林为主, 群落更新能力不足. LANDIS 模型可应用于我国东部常绿阔叶林的景观动态模拟, 今后的研究应结合亚热带常绿阔叶林的复杂性和多样性, 对模型结构和模型参数进行完善和改进.

关键词 LANDIS 常绿阔叶林 自然演替 优势种 景观

文章编号 1001-9332(2013)01-0161-09 中图分类号 Q948.1 文献标识码 A

Natural succession of vegetation in Tiantong National Forest Park, Zhejiang Province of East China: A simulation study. LÜ Na^{1,2}, NI Jian^{1,2,3} (¹Department of Environmental Science, East China Normal University, Shanghai 200062, China; ²Zhejiang Tiantong National Station of Forest Ecosystem Observation and Research, Ningbo 315114, Zhejiang, China; ³State Key Laboratory of Environmental Geochemistry, Institute of Geochemistry, Chinese Academy of Sciences, Guiyang 550002, China). -Chin. J. Appl. Ecol. 2013 24(1): 161-169.

Abstract: By using spatially explicit landscape model (LANDIS 6.0 PRO), and parameterized this model with the long-term research and observation data of Tiantong National Station of Forest Ecosystem Observation and Research, this paper simulated the natural succession of evergreen broad-leaved forest in Tiantong National Forest park, Zhejiang Province in the future 500 years, analyzed the spatial distribution and age structure of dominant species and major landscapes, and explored the succession pattern of the evergreen broad-leaved forest. In the park, the species alternation mostly occurred before the stage of evergreen broad-leaved forest. *Pinus massoniana*, *Quercus fabri*, and *Liquidambar formosana* occupied a large proportion during the early succession, but gradually disappeared with the succession process. *Schima superba* and *Castanopsis fargesii* took the main advantage in late succession, and developed to the climax community. Under the conditions without disturbances, the community was mainly composed of young forests in the early succession, and of mature or over-mature forests in the late succession, implying the insufficient regeneration ability of the community. LANDIS model could be used for simulating the landscape dynamics of evergreen broad-leaved forest in eastern China. In the future research, both the model structure and the model parameters should be improved, according to the complexity and diversity of subtropical evergreen broad-leaved forest.

Key words: LANDIS; evergreen broad-leaved forest; natural succession; dominant species; landscape.

* 浙江天童森林生态系统国家野外科学观测研究站开放项目(TT201002)和国家重点基础研究发展计划项目(2010CB951303)资助.

** 通讯作者. E-mail: nijian@vip.skleg.cn

2012-04-11 收稿, 2012-10-15 接受.

我国的常绿阔叶林是全球同纬度亚热带地区的独特植被类型^[1],为全球常绿阔叶林的主体,分布区域占全国疆域面积的四分之一,在全国植被中占据重要地位^[2].20世纪50年代以来,我国常绿阔叶林的研究成果丰硕,其中,常绿阔叶林的演替是群落动态研究中的一个核心问题.在自然条件和人为干扰条件下,常绿阔叶林的演替过程与速度及其演替机制的研究,不仅涉及到重要物种的生理生态学和种群生态学特征,也可从一个方面阐述常绿阔叶林的生态恢复理论和生态功能,对常绿阔叶林在全球变化条件下的可持续发展具有重要的科学意义.

然而,以往的研究均运用实验生态学的理论和手段^[3-5]基于野外观测和试验等对小面积和短期常绿阔叶林进行演替现象及演替序列的描述分析^[6-9],对于较大空间尺度和较长时间尺度森林动态的研究则相对缺乏,仅在李兴东和宋永昌^[10]的研究中运用马尔柯夫链模型模拟了天童常绿阔叶林100年内的动态发展,但常绿阔叶林正向和逆向演替的动态变化机制仍不清楚^[11].群落生态学和实验生态学的传统方法很难用于大时空尺度森林景观变化的研究,而森林的自然演替以及人为或自然干扰对森林景观的影响,都发生在十年到百年的时间尺度,以及从几十公顷到百万公顷的空间范围,这就需要景观模拟模型的介入,其中,LANDIS模型是一个典型代表^[11].

LANDIS是一个空间明晰的景观模型,用于模拟大空间尺度和长时间尺度上的森林景观动态变化^[11-12],如森林的长期演替预测^[13]、种子扩散对长期森林景观变化的影响^[14],以及自然和人为干扰对森林景观动态的影响(如气候变暖对森林景观格局的影响^[15]、风、收获和火干扰下的森林景观变化模拟^[16-17]、森林燃烧物管理和火风险动态模拟^[12]、病虫害干扰^[18]等).该模型于20世纪90年代中期发展自对北美温带森林的模拟,随后逐渐扩展到全球其他区域,包括亚洲^[19].在我国,LANDIS模型只应用于东北地区(长白山和大、小兴安岭)的北方林和针阔叶混交林的模拟,如景观尺度上的森林演替^[13]、不同树种配置下森林景观的动态变化^[20]、气候变暖对森林景观变化的影响^[15 21]及对收获和造林对策的影响评价^[22]、采伐^[23]和火烧对森林景观动态^[24]以及对再造林^[25]和长期森林管理的影响^[26].然而,该模型仅限于对物种组成和结构较简单的寒温带和温带森林的景观模拟,应用于其他气候带的森林景观模拟尚未见报道,如物种组成和结

构复杂的亚热带常绿阔叶林地区.

实验生态学证据和马尔柯夫链模型模拟表明,亚热带常绿阔叶林的演替系列为采伐迹地、常绿灌丛、阳性针叶林、常绿针阔混交林和常绿阔叶林,它的发展和成熟稳定直至顶极阶段一般需要较长时间,但更大范围、更长时间的演替过程是否能达到演替顶极阶段,利用野外观测和统计模型较难完成.因此,本文利用LANDIS 6.0 PRO景观动态模型,模拟无干扰情况下天童地区常绿阔叶林500年间的演替动态,探讨常绿阔叶林在长时间序列上如何自然演替,为我国常绿阔叶林的管理和可持续发展提供参考依据.

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究地为浙江天童国家森林公园(浙江天童森林生态系统国家野外科学观测研究站),地处距宁波市27 km的鄞州区(29°48' N,121°47' E),属浙东丘陵和宁绍平原的一部分,天台山脉的分支四明山.公园面积353.4 hm²,三面环山,平均海拔300 m,最高峰太白峰为653.3 m,坡度在10~30°^[27-28].该地区属温暖湿润的亚热带季风气候,据鄞州区气象台1953—2005年记录,年均气温16.6℃,最热月(7月)均温28.3℃,最冷月(1月)均温4.7℃;年均降水量1403.7 mm,多集中在梅雨季节(5—6月)和台风季节(7—8月),年均相对湿度80%,年均日照百分率为42.5%^[28].

当地气候顶极植被是常绿阔叶林,但现存的都是次生植被,主要包括广泛分布在山麓到海拔500 m的木荷(*Schima superba*)-栲树(*Castanopsis fargesii*)林和海拔500~550 m山脊的长叶石栎(*Lithocarpus harlandii*)-云山青冈(*Cyclobalanopsis nubium*)林.在沟谷和山脊土壤瘠薄的立地条件下,分布有小片的常绿阔叶-落叶阔叶混交林,包括海拔270~330 m的披针叶茴香(*Illicium lanceolatum*)-南酸枣(*Chorospondias axillaris*)林和海拔400~500 m的长叶石栎-雷公鹅耳枥(*Carpinus viminea*)林.山麓地带人类活动频繁区域生长着次生落叶阔叶林,以化香(*Platycarya strobilacea*)、枫香(*Liquidambar formosana*)和白栎(*Quercus fabri*)为优势种,还分布有人工马尾松(*Pinus massoniana*)林、杉木(*Cunninghamia lanceolata*)林和竹林;海拔590~640 m的山脊上还有次生灌丛^[28].

1.2 LANDIS 模型

作为空间明晰的景观模型, LANDIS 基于像元的栅格数据结构, 把景观看作是相同大小的像元(样地)所组成的格网, 记录以 10 年为间隔年龄级的物种年龄信息, 与树种水平的演替动态模拟相结合, 追踪某一样地上物种的存在或缺失, 把样地尺度上和样地之间的生态过程有机结合到一起, 从而模拟多个景观尺度上的生态过程^[19]. 其可用于理解大尺度和长期景观过程, 如气候变化、火、风灾、种子扩散、病虫害、森林收获、可燃物等对森林树种分布、组成和结构的影响, 而这些影响是野外观测和试验难以实现的^[11-12, 29]. 本研究利用 LANDIS 6.0 PRO 景观动态模型对亚热带常绿阔叶林演替进行模拟(<http://web.missouri.edu/~umcsnrlandis/umcsnrlandispro/landis6.0pro.htm>).

1.3 植物种选择

根据天童国家森林公园主要植被类型中的优势

种和常见种, 本文选择 24 种代表性植物作为模型模拟对象, 包括常绿阔叶树 10 种、落叶阔叶树 5 种、常绿针叶树 2 种、常绿灌木 5 种和落叶灌木 2 种(表 1).

1.4 模型参数化

模型所需参数包括: 物种生活史特征参数、土地利用类型图、物种分布结构图, 以及每一像元上物种的建群系数和年龄信息等.

根据浙江天童森林生态系统国家野外科学观测研究站的长期观测和研究数据^[30](包括土地利用^[4, 7]、植被分布^[31-32]、群落结构和动态等^[33-36]), 结合中国和地区植物志, 并参考相关专家的意见, 获得了 LANDIS 6.0 PRO 运行所需的物种生活史特征参数, 包括寿命、成熟年龄、耐荫和耐火等级、种子有效和最大传播距离、无性繁殖再出芽率和最小年龄、物种再分类系数等(表 1). 其中, 物种寿命、成熟年龄和无性繁殖再出芽的最小年龄根据实测结果确

表 1 天童常绿阔叶林物种生活史特征参数

Table 1 Species attributes of Tiantong evergreen broad-leaved forests

森林类型 Forest type	物种 Species	寿命 LONG (a)	成熟 年龄 MTR (a)	耐荫 等级 SHD	耐火 等级 FIRE	种子的 有效传播 距离 EFFD (m)	种子的 最大传播 距离 MAXD (m)	无性繁殖 再出芽率 VGP	无性繁殖 再出芽的 最小年龄 SPAG (a)	再分类 系数 RCLC
常绿阔叶林 Evergreen broad-leaved forest	栲树 <i>Castanopsis fargesii</i>	150	36	5	2	75	250	0.67	6	0.53
	米槠 <i>Castanopsis carlesii</i>	200	30	5	1	63	200	0.66	6	0.53
	苦槠 <i>Castanopsis sclerophylla</i>	100	20	5	4	38	125	0.60	6	0.47
	木荷 <i>Schima superba</i>	300	20	5	5	50	200	0.68	5	0.67
	石栎 <i>Lithocarpus glaber</i>	150	18	5	4	50	200	0.65	5	0.53
	长叶石栎 <i>Lithocarpus harlandii</i>	80	15	5	4	50	200	0.64	5	0.47
	云山青冈 <i>Cyclobalanopsis nubium</i>	120	25	5	3	63	250	0.61	6	0.40
	披针叶茴香 <i>Illicium lanceolatum</i>	60	10	5	5	38	150	0.66	4	0.40
	杨梅叶蚊母树 <i>Distylium myricoides</i>	175	5	5	3	25	100	0.80	3	0.47
	浙江新木姜子 <i>Neolitsea aurata</i> var. <i>chekiangensis</i>	150	5	5	3	25	125	0.83	3	0.40
落叶阔叶林 Deciduous broad-leaved forest	南酸枣 <i>Choerospondias axillaris</i>	150	6	5	1	50	250	0.60	4	0.47
	枫香 <i>Liquidambar formosana</i>	130	8	5	2	100	375	0.65	4	0.43
	白栎 <i>Quercus fabri</i>	60	8	5	3	63	375	0.61	4	0.43
	化香 <i>Platycarya strobilacea</i>	60	8	5	3	25	250	0.67	4	0.40
常绿针叶林 Evergreen conifer forest	雷公鹅耳枥 <i>Carpinus viminea</i>	100	10	5	2	50	250	0.67	4	0.27
	马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	300	10	4	1	250	1000	0.00	0	0.53
常绿灌木 Evergreen shrub	杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i>	200	10	5	1	200	750	0.20	3	0.47
	连蕊茶 <i>Camellia fraterna</i>	125	5	5	4	13	50	0.80	3	0.53
	山矾 <i>Symplocos sumuntia</i>	150	5	5	4	18	88	0.84	3	0.50
	马银花 <i>Rhododendron ovatum</i>	125	5	5	3	25	125	0.82	3	0.50
	窄基红褐柃 <i>Eurya rubiginosa</i> var. <i>attenuata</i>	125	5	5	3	13	63	0.78	3	0.50
落叶灌木 Deciduous shrub	老鼠矢 <i>Symplocos stellaris</i>	175	5	5	4	25	100	0.82	3	0.50
	檫木 <i>Loropetalum chinense</i>	125	5	5	2	13	63	0.77	2	0.33
	杜鹃 <i>Rhododendron simsii</i>	100	5	5	2	13	63	0.80	2	0.33

LONG: Longevity of the species; MTR: Maturity age of the species; SHD: Shade tolerance value (1-5); FIRE: Fire tolerance value (1-5); EFFD: Species effective distance seeding range; MAXD: Species maximum distance seeding range; VGP: Probability of vegetative propagation following disturbance; SPAG: Minimum age to be able to resprout (vegetative propagation); RCLC: Reclassification coefficient (0-1).

表 2 天童常绿阔叶林群落类型及土地利用类型

Table 2 Plant communities and land types of Tiantong evergreen broad-leaved forests

编号 No.	植物群落 Plant community	土地利用类型 Land use type
1	空地、农田、果园、茶园 Bareland, farmland, orchard and tea plantation	非林区 Non-forest
2	杜鹃-白栎群落 <i>Rhododendron simsii-Quercus fabri</i> community	灌丛 Shrubland
3	马尾松人工幼林 <i>Pinus massoniana</i> artificial young forest	针叶林 Coniferous forest
4	枫香-杉木群落 <i>Liquidambar formosana-Cunninghamia lanceolata</i> community	针阔混交林 Mixed broadleaf-conifer forest
5	黄毛耳草-毛竹群落 <i>Hedyotis auricularia-Phyllostachys pubescens</i> community	竹林 Bamboo forest
6	长叶石栎-雷公鹅耳枥群落 <i>Lithocarpus harlandii-Carpinus viminea</i> community	常绿落叶阔叶混交林 Evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest
7	化香-枫香群落 <i>Platycarya strobilacea-Liquidambar formosana</i> community	落叶阔叶林 Deciduous broad-leaved forest
8	枫香-马尾松群落 <i>Liquidambar formosana-Pinus massoniana</i> community	针阔混交林 Mixed broadleaf-conifer forest
9	披针叶茴香-南酸枣群落 <i>Illicium lanceolatum-Choerospondias axillaris</i> community	常绿落叶阔叶混交林 Evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest
10	长叶石栎-云山青冈群落 <i>Lithocarpus harlandii-Cyclobalanopsis nubium</i> community	常绿阔叶林 Evergreen broad-leaved forest
11	含杨梅叶蚊母树的木荷-栲树群落 <i>Castanopsis fargesii-Schima superba</i> with <i>Distylium myricoides</i> community	常绿阔叶林 Evergreen broad-leaved forest
12	含苦槠的木荷-栲树群落 <i>Castanopsis fargesii-Schima superba</i> with <i>Castanopsis sclerophylla</i> community	常绿阔叶林 Evergreen broad-leaved forest
13	木荷-栲树典型群落 <i>Castanopsis fargesii-Schima superba</i> community	常绿阔叶林 Evergreen broad-leaved forest

定,若无直接观测数据,则根据物种树高和胸径信息估算;耐荫等级(1~5,1表示最不耐荫,5表示最耐荫)根据物种所处层次和生境判断,但由于 LANDIS 模型以温带森林为对象设计的耐荫等级,对常绿阔叶林物种并不合适,正常的耐荫等级设置会导致一些等级不是5的物种在达到寿命后全部消失,这不符合实际情况,因此将大多数物种耐荫等级均上调为5;耐火等级(1~5,1表示最不耐火,5表示最耐火)根据树皮和树叶特性以及生境等判断;根据树高和冠幅确定种子的有效和最大传播距离;根据测定数据和物种生物学特征估计受干扰后无性繁殖(营养繁殖)的可能性,即无性繁殖再出芽率(0~1);再分类系数(reclassification coefficient, RCLC)指一个物种相对于其他物种的理论重要系数(0~1,0表示最不重要,1表示最重要),可根据物种在群落中的相对重要值和生态位等信息估计。

模型要求输入栅格化的土地利用类型图、植被(植物群落类型)图和物种组成结构图。利用 ArcGIS 9.3 和 ERDAS 9.2 软件,根据天童国家森林公园植被图^[28]将植物群落划分为13个类型,归并植物群落类型为8类土地利用类型(表2),并绘制了土地利用图(图1)。物种组成结构图的栅格大小设定为5 m×5 m,每个群落类型中的物种属性^[3-5](物种组成^[5-8]、空间分布^[30-35]和年龄结构^[36-38])采用基于小班的随机赋值法^[19],参考前人的研究成果获得^[3,38-40]。

1.5 模型运行和数据分析

模型模拟的时间步长设定为5年,共模拟500年。种子传播方式为随机播种。因本研究不考虑环境干扰,所以环境干扰模块设定为0,并关闭扩展模块(风、火灾、收获等)的运行。为了避免在模拟过程中产生重复,对模型设定多个随机数(0、100、500、1000、5000、10000)进行反复模拟。

模型输出包括每个物种的分布图和模拟步长内的龄组分布图。根据天童常绿阔叶林物种分布和结构的特点,重点对栲树、苦槠(*Castanopsis sclerophylla*)、

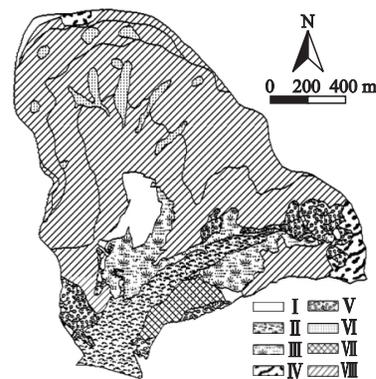


图 1 天童国家森林公园常绿阔叶林土地利用类型分布

Fig. 1 Distribution of land types in evergreen broad-leaved forest in Tiantong National Forest Park.

I: 非林区 Non-forest; II: 灌丛 Shrubland; III: 竹林 Bamboo forest; IV: 针叶林 Coniferous forest; V: 针阔混交林 Mixed broadleaf-conifer forest; VI: 常绿落叶阔叶混交林 Evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest; VII: 落叶阔叶林 Deciduous broad-leaved forest; VIII: 常绿阔叶林 Evergreen broad-leaved forest.

木荷、长叶石栎、枫香、白栎、马尾松、连蕊茶(*Camellia fraterna*) 8 个优势物种进行分析, 将 500 年按短期(0~20 年)、中期(20~50 年)、长期(50~100 年)和远期(100~500 年)分成 4 个时间段, 在自然演替状态下分析其空间分布面积百分比、年龄结构组成和常绿阔叶林景观类型的动态变化。模拟结果利用模型自带软件 LANDSTAT 统计, 用 Excel 软件完成数据分析。

由于亚热带植物群落的分层现象明显, 不同层次的物种面积百分比在计算时有重叠, 故其百分比总计大于 100%。由于存在物种重叠的问题, 物种面积百分比的变化可能会超出野外测量的实际面积, 如长叶石栎、云山青冈等。

2 结果与分析

2.1 物种演替趋势

由图 2 可以看出, 未来 500 年, 马尾松面积将减少约 30%; 栲树、米楮、石栎、披针叶茴香 4 种常绿树种, 南酸枣、化香(*Platycarya strobilacea*) 2 种落叶树种, 以及杜鹃(*Rhododendron simsii*)、窄基红褐柃(*Eurya rubiginosa* var. *attenuata*)、欏木(*Loropetalum chinense*) 3 种灌木的增幅将小于 10%; 长叶石栎(最大达 66%)、云山青冈、枫香、雷公鹅耳枥(*Carpinus viminea*)、杉木、连蕊茶、马银花(*Rhododendron ovatum*)、杨梅叶蚊母树(*Distylium myricoides*) 的增幅较大, 在 40%~66%; 其他物种面积在 300 年前后趋于平稳。在天童常绿阔叶林的 8 个代表性优势物种中, 栲树、苦楮的面积保持平稳、小幅的增长趋势; 木

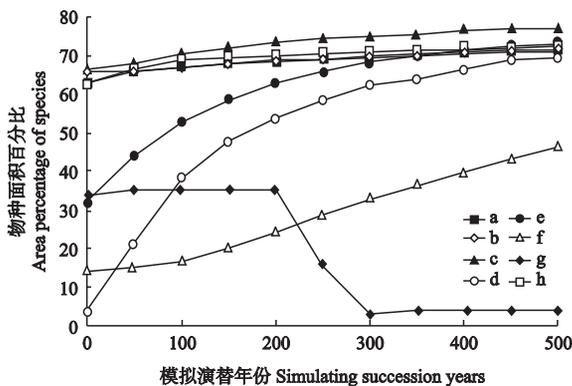


图 2 天童常绿阔叶林各优势物种的面积百分比

Fig. 2 Area percentage of dominant species in Tianlong evergreen broad-leaved forest.

a) 栲树 *Castanopsis fargesii*; b) 苦楮 *Castanopsis sclerophylla*; c) 木荷 *Schima superba*; d) 长叶石栎 *Lithocarpus harlandii*; e) 枫香 *Liquidambar formosana*; f) 白栎 *Quercus fabri*; g) 马尾松 *Pinus massoniana*; h) 连蕊茶 *Camellia fraterna*. 下同 The same below.

荷保持较大增长; 马尾松的面积在演替初始阶段小幅增长, 之后保持平稳不变至 210 年, 然后突然锐减, 从 210 年的 35% 跌至 275 年的 5%, 随后保持较小的面积占有率直至演替终期; 长叶石栎、枫香、白栎和连蕊茶的面积增幅非常明显, 尤其在前 300 年的增长较快, 白栎和连蕊茶在演替后期的增幅仍较快。

2.2 景观类型的空间分布变化

整体来看, 优势物种木荷、栲树和苦楮在各景观类型中的面积及分布无明显变化, 在大部分区域均有分布; 白栎、枫香和长叶石栎不仅在灌丛、混交林中广泛分布, 而且在演替后期也分布于常绿阔叶林中。

由图 3 可以看出, 灌丛中, 白栎、杜鹃、山矾(*Symplocos sumuntia*)、化香和木荷的生长能力较强, 占据较大优势和较大面积, 是群落中的常见种; 杜鹃在演替进程中保持面积不变, 山矾在前 200 年增幅巨大, 随后放缓但占据整个群落, 化香在前 250 年增幅较快, 随后趋于平稳, 其他多数物种在演替后期均保持较快增幅, 但在群落中占据面积较小。针阔叶混交林中, 杉木和枫香群落面积在前 100 年快速增长, 随后趋于稳定; 木荷在增长到 300 年后趋于平稳; 马尾松群落面积在模拟的前 5 年有明显增长, 至 210 年前后保持平稳, 然后大幅锐减, 305 年后消失; 化香在 35 年前迅速减少, 至 70 年略有增加, 随后保持平稳; 山矾、苦楮、欏木、栲树、老鼠矢(*Symplocos stellaris*) 和石栎都有明显增长; 其他物种变化不明显。常绿阔叶阔叶混交林中, 长叶石栎和雷公鹅耳枥在群落中占优势, 演替初期迅速增加并在 150 年前后面积趋于平稳; 南酸枣和披针叶茴香是沟谷地带的优势物种, 在群落演替中面积不变; 其他物种的面积在演替中迅速增加, 但所占比例差异较大。落叶阔叶林中, 化香、枫香和白栎在群落中占有较大比例, 且面积保持相对稳定; 马尾松在 225 年面积大幅锐减, 在 290 年时基本从群落中消失; 木荷、苦楮、山矾在 100 年开始增长; 米楮在 200 年开始增长, 然后一直保持较高的增长速率; 其他物种增幅较小或保持不变。常绿阔叶林是天童地区的主要植被类型, 木荷、栲树、苦楮、山矾和欏木在研究区内分布广泛, 并维持稳定的面积占有率; 其他优势种如长叶石栎、云山青冈、杨梅叶蚊母树、浙江新木姜子(*Neolitsea aurata* var. *chekiangensis*)、老鼠矢等的增幅均很大; 马尾松在 210 年前面积稳定, 然后突然下降, 275 年后在群落中消失。

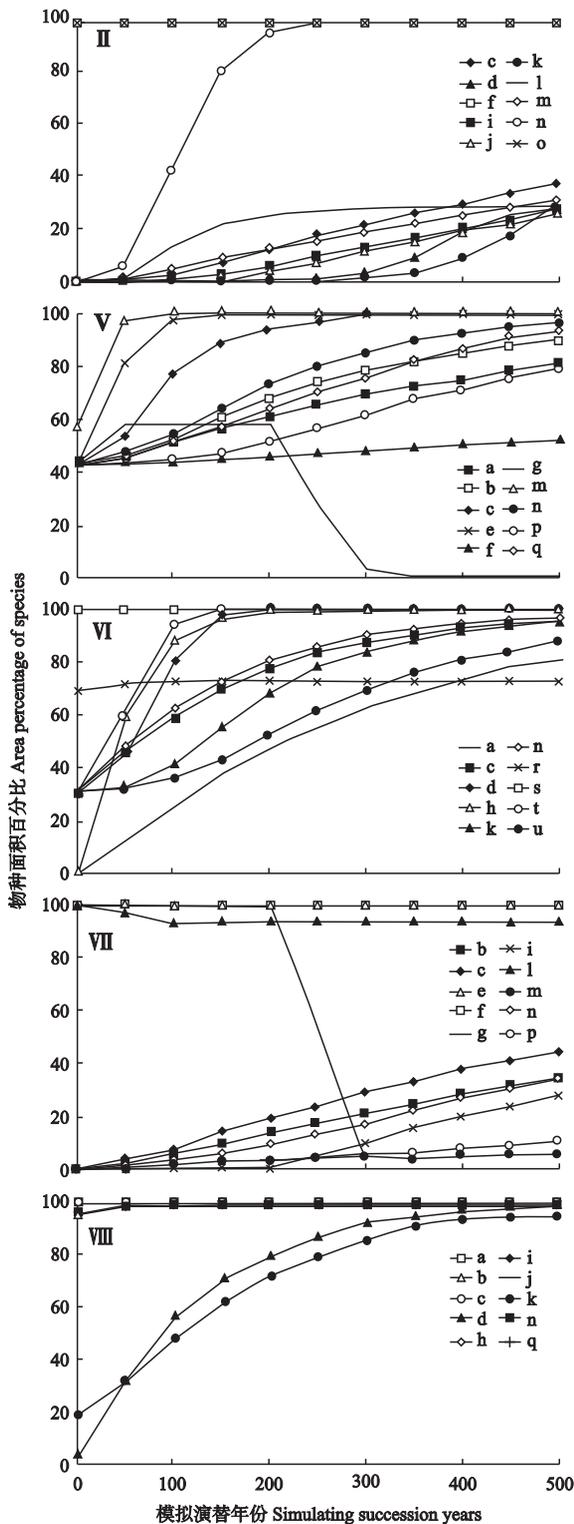


图3 天童地区主要景观类型各优势物种的面积百分比
Fig. 3 Percentages of dominant species in major landscapes of Tiantong.

- i) 米槠 *Castanopsis carlesii*; j) 石栎 *Lithocarpus glaber*; k) 云山青冈 *Cyclobalanopsis nubium*; l) 化香 *Platycarya strobilacea*; m) 杉木 *Cunninghamia lanceolata*; n) 山矾 *Symplocos sumuntia*; o) 杜鹃 *Rhododendron simsii*; p) 老鼠矢 *Symplocos stellaris*; q) 榿木 *Loropetalum chinense*;
- r) 披针叶茴香 *Illicium lanceolatum*; s) 南酸枣 *Choerospondias axillaris*;
- t) 雷公鹅耳枥 *Carpinus viminea*; u) 马银花 *Rhododendron ovatum*.

2.3 优势种的年龄结构组成变化

由图4可以看出, 栲树、木荷和苦槠等阔叶树种以及大部分灌木在演替短、中期以幼龄树为主; 在演替长期和远期阶段, 接近物种寿命年限的年龄组占较大比例, 如栲树平均寿命为150年, 而140~150年龄组的栲树在远期占有相当大的比例; 长叶石栎和白栎等幼龄树的面积在各个演替时期均较小, 只有在远期大于大年龄组的树木面积; 马尾松在各个时期拥有较多幼龄树, 在远期各个年龄级面积都较小, 这是因为马尾松在演替后期多被常绿树种替代. 总体来看, 由于整个模拟过程不考虑干扰, 在演替后期达到稳定的顶极阶段时, 整个区域以成熟林和过熟林为主, 幼龄林比例不大.

3 讨论

3.1 模拟结果与观测结果的比较

LANDIS 虽已通过了模型的灵敏度、不确定性和模型结构分析等^[13-14], 但仍然需要进行模型验证. 本文采用传统的验证方法, 将天童森林的野外观测演替动态与模拟结果进行了比较, 但由于观测数据的时间尺度短, 且采用“空间代替时间”方法, 缺乏大空间尺度上的长期监测数据, 因此对空间明晰景观模型的验证力度不足^[41]. 遥感监测数据的使用有利于空间明晰景观模型的验证^[20], 但对未来预测结果的验证仍然是一个难题.

在自然演替不受人为干扰的情况下, 天童地区常绿阔叶林演替系列为常绿灌丛-阳性针叶林-常绿针阔混交林-常绿阔叶林. 灌丛群落的种类组成以灌木和乔木树种的幼苗(或幼树)为主; 阳性针叶林阶段群落乔木层主要优势种是马尾松; 常绿针阔混交林阶段乔木层的优势种是木荷、马尾松和石栎等. 随着一些较耐荫的常绿种(如披针叶茴香等)逐渐进入乔木层, 马尾松个体数量逐渐减少; 常绿阔叶林阶段, 乔木层的优势种为常绿阔叶树种, 如木荷、栲树等. 演替至此达到常绿阔叶林状态, 但此时的常绿阔叶林尚年轻, 发展到成熟稳定的顶极阶段还需较长时间^[10].

从本文的模拟结果可以看出, 灌丛、针阔混交林、常绿落叶阔叶混交林、落叶阔叶林和常绿阔叶林各群落中的物种组成和优势物种与自然观测结果一致. 物种交替多发生在灌丛、混交林和落叶林. 在常绿阔叶林阶段, 优势物种主要为木荷、栲树等, 在混交林中出现的物种如化香、枫香、白栎和马尾松等则鲜有出现. 马尾松作为重要的阳生先锋物种, 平均寿

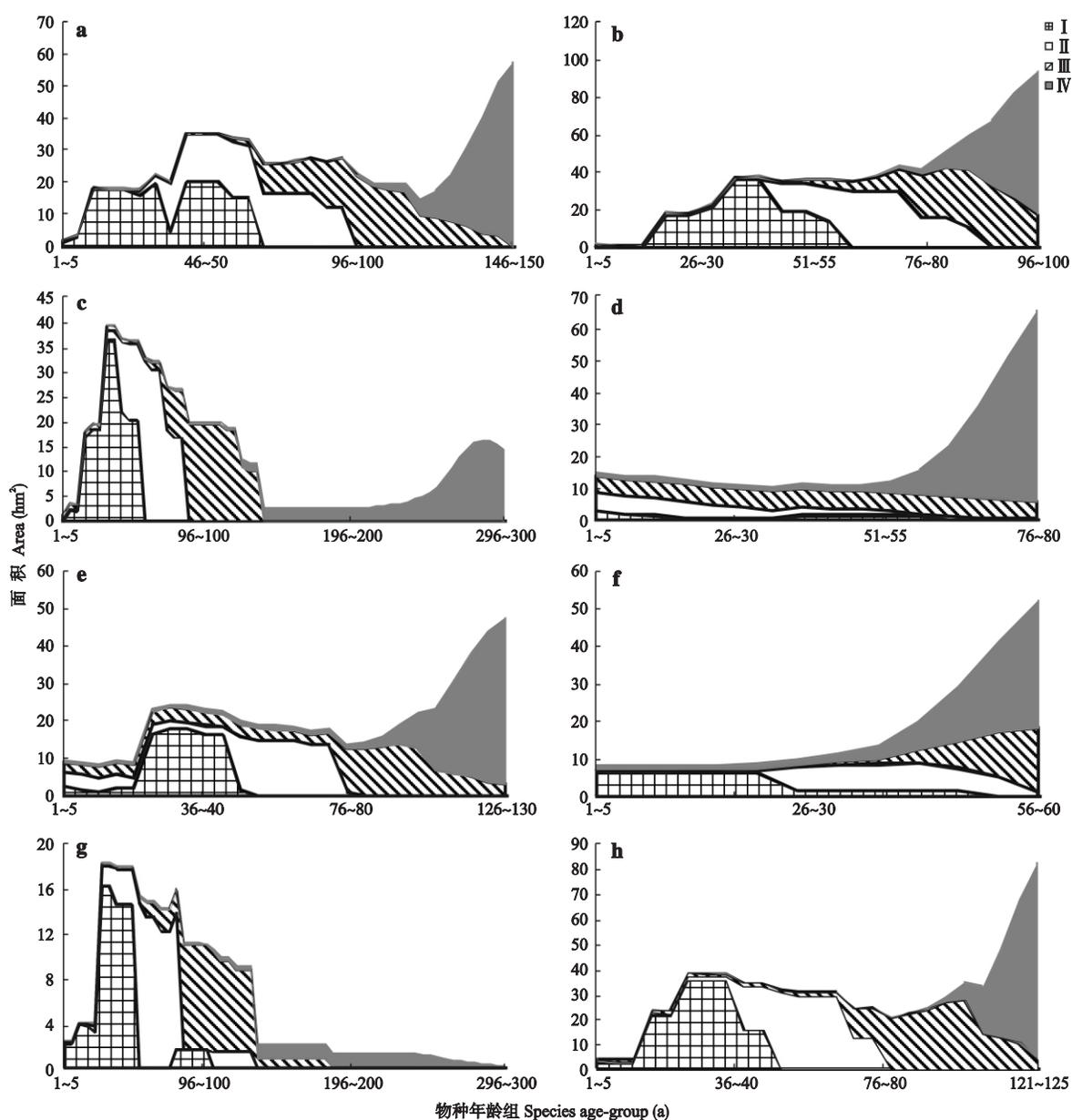


图 4 天童常绿阔叶林主要物种在不同演替阶段的年龄组成

Fig. 4 Age composition of dominant species in different successional periods of Tiantong evergreen broad-leaved forest.

I: 短期 Short-term; II: 中期 Medium-term; III: 长期 Long-term; IV: 远期 Forward.

命在 200 ~ 300 年,所以在 200 ~ 300 年前后其面积出现大幅锐减,在演替后期被常绿树种替代,仅保留马尾松人工林中的小部分面积.这一现象与实际观测的情况不很契合,与模型中马尾松耐荫等级设定有关,为体现马尾松的先锋种特点,将其耐荫等级调低,导致在寿命达到后面积锐减.白栎和化香等落叶阔叶树属于群落的先锋物种,在演替早期出现较多,且幼龄树的数量不足,在群落演替竞争中不占优势,在演替后期衰落并退出顶级群落.木荷和栲树等常绿阔叶树在演替早期多以幼龄林为主,发展至稳定的顶级阶段则多以成熟林和过熟林为主,由于模拟

不考虑干扰,加之群落更新换代能力不强,导致幼龄林较缺乏,群落年龄偏大.

整体来看,该模拟结果与实际观测和其他模型的模拟结果大致相同^[10].但由于 LANDIS 模型设计的限制,不能体现群落物种的更替,演替后期,落叶阔叶林和常绿落叶阔叶混交林等群落不能完全演变为顶级常绿阔叶林群落,这是模型机理和结构尚需改进之处.

3.2 模型模拟存在的问题

由于缺乏充足的观测和试验数据,加之常绿阔叶林物种组成和属性复杂,造成 LANDIS 模型模拟

的物种参数化比较困难,有些指标很难得到准确的参数,需要通过其他指标估算或依赖专家评估。在绘制物种分布图时,分布区划分不够详细,因此可能会造成一定误差。

物种生活史中,物种耐荫等级如果在常绿阔叶林中详细分级,则会导致一些等级不是 5 的物种(非最耐荫的物种)在达到寿命后全部消失,这与实际情况不符,如果将大多数物种等级调至 5 时,模拟出的物种在未来变化与实际情况相类似。

LANDIS 模型基于温带森林发展而来,对常绿阔叶林的特性考虑不足,如不能模拟群落中物种的更替,模型只能根据初始设置的物种存在与否进行模拟,不能在模拟过程中发生物种的出现或消失,这就导致落叶阔叶林和常绿落叶阔叶混交林在 500 年后仍保持原有的森林类型,未能转变为常绿阔叶林,反而在演替前期某些物种如白栎、枫香等出现大幅增长。针对这一问题,在模拟过程中需调整物种竞争和更替过程,并增加群落分区数量、丰富物种组成,以便更详尽地刻画物种和景观的变化。另外,灌木和草本群落在常绿阔叶林中占有较大比例,群落分层现象明显,对物种的耐荫性、种子传播等都会产生一定影响,但模型的生活史参数设定并未考虑这一点,今后需深入研究。

3.3 研究展望

在以往的研究中,LANDIS 多用来模拟温带森林演替,本文模拟天童常绿阔叶林 500 年间的自然演替动态是 LANDIS 模型在常绿阔叶林地区的首次尝试,取得了较好的效果。需要关注的是,LANDIS 模型的发展和应用的多在温带森林,而温带森林的物种组成和结构相对简单,优势种单一,物种参数的设定相对简单,对其森林景观动态的模拟也相对清晰。而亚热带常绿落叶林群落组成复杂,年龄结构多样,除了物种模拟参数的设定较困难之外,对其森林景观动态的模拟也相对复杂。

在今后的研究中,应结合亚热带常绿阔叶林的复杂性和多样性,对模拟机制和模型参数进行完善和改进,拓宽 LANDIS 的应用范围,更好地用于常绿阔叶林演替的模拟,为我国常绿阔叶林的管理和可持续发展以及受损生态系统的恢复奠定理论基础。

致谢 感谢华东师范大学王希华提供相关监测和研究数据及帮助设定 LANDIS 参数,感谢中国科学院沈阳应用生态研究所布仁仓、贺红士、常禹和梁宇在 LANDIS 模型使用过程中的技术支持。

参考文献

- [1] Song Y-C (宋永昌), Chen X-Y (陈小勇), Wang X-H (王希华). Studies on evergreen broad-leaved forests of China: A retrospect and prospect. *Journal of East China Normal University (Natural Science)* (华东师范大学学报·自然科学版), 2005(1): 1-8 (in Chinese)
- [2] Editor Committee of Vegetation of China (《中国植被》编辑委员会). *Vegetation of China*. Beijing: Science Press, 1980 (in Chinese)
- [3] Sun S-C (孙赛初), Cai R-H (蔡壬侯). Analysis on vegetation and structure of main phyto-communities in Tiantong. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 1989, 8(6): 16-20 (in Chinese)
- [4] Ding S-Y (丁圣彦). Comparative Ecology of Successional Serial of Evergreen Broad-leaved Forest. Kaifeng: Henan University Press, 1999 (in Chinese)
- [5] Ding S-Y (丁圣彦), Song Y-C (宋永昌). Study on the synecological characteristics of the early successional stage of an evergreen broadleaved forest on Tiantong National Forest Park, Zhejiang Province. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 1999, 23(2): 97-107 (in Chinese)
- [6] Zhang G-F (张光富). Species diversity of a shrub community in Tiantong region, Zhejiang Province and its implication for succession. *Biodiversity Science* (生物多样性), 2000, 8(3): 271-276 (in Chinese)
- [7] Ding S-Y (丁圣彦), Lu X-L (卢训令), Li H-M (李昊民). A comparison of light environmental characteristics for evergreen broad-leaved forest communities from different successional stages in Tiantong National Forest Park. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2005, 25(11): 2862-2867 (in Chinese)
- [8] Wang X-B (王希波). The Regeneration Feature of Re-sprouting and Community Succession for Evergreen Broadleaved Forest in Tiantong. Master Thesis. Shanghai: East China Normal University, 2005 (in Chinese)
- [9] Song K (宋坤). Historical Stand Dynamics and Disturbance History of An Evergreen Broadleaved Forest Dominated by *Schima superba* and *Castanopsis carlesii* on Mt. Tiantong, East China. Master Thesis. Shanghai: East China Normal University, 2007 (in Chinese)
- [10] Li X-D (李兴东), Song Y-C (宋永昌). The Marko process modeling of secondary succession in broadleaved evergreen forest in the eastern part of Zhejiang Province, China. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica* (植物生态学与地植物学学报), 1993, 17(4): 345-351 (in Chinese)
- [11] He HS. Forest landscape models: Definitions, characterization, and classification. *Forest Ecology and Management*, 2008, 254: 484-498
- [12] Mladenoff DJ. LANDIS and forest landscape models. *Ecological Modelling*, 2004, 180: 7-19
- [13] 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
- [14] He HS, Mladenoff DJ. Spatially explicit and stochastic simulation of forest-landscape fire disturbance and succession. *Ecology*, 1999, 80: 81-99
- [15] 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
- [16] He HS, Mladenoff DJ. The effects of seed dispersal on the simulation of long-term forest landscape change.

- Ecosystems*, 1999, **2**: 308-319
- [17] He HS, Mladenoff DJ, Gustafson EJ. Study of landscape change under forest harvesting and climate warming-induced fire disturbance. *Forest Ecology and Management*, 2002, **155**: 257-270
- [18] Sturtevant BR, Gustafson EJ, Li W, et al. Modeling biological disturbances in LANDIS: A module description and demonstration using spruce budworm. *Ecological Modelling*, 2004, **180**: 153-174
- [19] Xu C-G (许崇刚), Hu Y-M (胡远满), Chang Y (常禹), et al. Spatially explicit landscape model LANDIS I. mechanism. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, 2004, **15**(5): 837-844 (in Chinese)
- [20] Zhou Y-F (周宇飞), He H-S (贺红士), Bu R-C (布仁仓), et al. Modeling of forest landscape change in Xiaoxing'anling Mountains under different planting proportions of coniferous and broadleaved species. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, 2008, **19**(8): 1775-1781 (in Chinese)
- [21] Guo R (郭锐), Bu R-C (布仁仓), Hu Y-M (胡远满), et al. Simulation of timber-harvesting area in Xiao Xing'anling Mountains under climate change. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, 2010, **21**(7): 1681-1688 (in Chinese)
- [22] Bu RC, He HS, Hu YM, et al. Using the LANDIS model to evaluate forest harvesting and planting strategies under possible warming climates in Northeastern China. *Forest Ecology and Management*, 2008, **254**: 407-419
- [23] Jin L-R (金龙如), He H-S (贺红士), Gong X (公霞). Simulation of long-term effects of forest cutting on forest landscape. *Chinese Journal of Ecology (生态学杂志)*, 2008, **27**(4): 539-544 (in Chinese)
- [24] Hu Y-M (胡远满), Xu C-G (许崇刚), Chang Y (常禹), et al. Application of spatially explicit landscape model (LANDIS): A case research in Huzhong area, Mt. Da Xing'anling. *Acta Ecologica Sinica (生态学报)*, 2004, **24**(9): 1846-1856 (in Chinese)
- [25] Wang XG, He HS, Li XZ, et al. Simulating the effects of reforestation on a large catastrophic fire burned landscape in Northeastern China. *Forest Ecology and Management*, 2006, **225**: 82-93
- [26] Chang Y, He HS, Hu YM, et al. Historic and current fire regimes in the Great Xing'an Mountains, northeastern China: Implications for long-term forest management. *Forest Ecology and Management*, 2008, **254**: 445-453
- [27] Wang X-R (王祥荣). Analysis on evergreen broad-leaved forest ecological characteristics in Tiantong National Forest Park, Zhejiang Province. *Journal of Hubei University (Natural Science) (湖北大学学报·自然科学版)*, 1993, **15**(3): 301-306 (in Chinese)
- [28] Song Y-C (宋永昌), Wang X-R (王祥荣). Vegetation and Flora of Tiantong National Forest Park, Zhejiang Province. Shanghai: Shanghai Science and Technology Literature Press, 1995 (in Chinese)
- [29] Gustafson EJ, Shifley SR, Mladenoff DJ, et al. Spatial simulation of forest succession and harvesting using LANDIS. *Canadian Journal of Forest Research*, 2000, **30**: 32-43
- [30] Wang X-H (王希华). Chinese Ecosystem Observation and Research Data Set (Forest Ecological System Volume): Zhejiang Tiantong. Beijing: China Agriculture Press, 2010 (in Chinese)
- [31] Wang X-R (王祥荣), Song Y-C (宋永昌). Interspecific correlation of evergreen broad-leaved forest in Tiantong National Forest Park of Zhejiang Province. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, 1994, **5**(2): 113-119 (in Chinese)
- [32] Zhang G-F (张光富). Studies on the age structure and spatial pattern of dominant populations from Tiantong shrub community in Zhejiang Province. *Journal of Wuhan Botanical Research (武汉植物学研究)*, 2001, **19**(3): 233-240 (in Chinese)
- [33] Da L-J (达良俊), Yang Y-C (杨永川), Song Y-C (宋永昌). Population structure and regeneration types of dominant species in an evergreen broadleaved forest in Tiantong National Forest Park, Zhejiang Province, Eastern China. *Acta Phytocologica Sinica (植物生态学报)*, 2004, **28**(3): 376-384 (in Chinese)
- [34] Song K (宋坤), Yang X-F (杨徐烽), Kang M-M (康敏明), et al. Experimental ecology research on destroyed evergreen broad-leaved forests in TNFP, Zhejiang. II. The growth patterns of dominant evergreen trees determined by tree ring analysis. *Journal of East China Normal University (Natural Science) (华东师范大学学报·自然科学版)*, 2008(4): 12-24 (in Chinese)
- [35] Cao Y-H (曹永慧), Xiao J-H (萧江华), Li Y-C (李迎春), et al. Population structure and spatial patterns of dominant populations in *Illicium lanceolatum - Cherospondias axillaris* community in Tiantong, Zhejiang Province. *Journal of Zhejiang Forestry College (浙江林业学院学报)*, 2009, **26**(1): 44-51 (in Chinese)
- [36] Zhao L (赵亮). Study on the Basic Characteristics and the Spatial Pattern of Dominant Species in Degraded Evergreen Broad-leaved Forest Communities in Tiantong. Master Thesis. Shanghai: East China Normal University, 2010 (in Chinese)
- [37] Liu X-Y (刘小阳), Wu K-Y (吴开亚). Study on the relationship between community stability and species diversity in Tiantong forest communities. *Journal of Biology (生物学杂志)*, 1999, **16**(5): 17-18 (in Chinese)
- [38] Wang L-Y (王良衍), Chen B (陈波), Chen F-D (陈方达). Analysis on fruit properties of *Castanopsis fargesii* in Tiantong National Forest Park. *Journal of Zhejiang for Science and Technology (浙江林业科技)*, 2003, **23**(6): 5-8 (in Chinese)
- [39] Qi Y-F (戚裕锋), Yang X-F (杨徐烽), Zhang Q-P (张奇平), et al. Experimental ecology research on destroyed evergreen broad-leaved forests in TNFP, Zhejiang. V. Five-year recovery and regeneration of main trees after different disturbances. *Journal of East China Normal University (Natural Science) (华东师范大学学报·自然科学版)*, 2010(3): 10-25 (in Chinese)
- [40] Liu T-J (刘庭杰), Shi N (施能), Gu J-Q (顾骏强). A statistical analysis of typhoon disasters in Zhejiang Province. *Journal of Catastrophology (灾害学)*, 2002, **17**(4): 64-71 (in Chinese)
- [41] Xu C-G (徐崇刚), Hu Y-M (胡远满), Jiang Y (姜艳), et al. Validation of spatially explicit landscape model. *Chinese Journal of Ecology (生态学杂志)*, 2003, **22**(6): 127-131 (in Chinese)

作者简介 吕 娜,女,1987年生,硕士研究生.主要从事植被生态学研究. E-mail: lvna-xinwei@163.com

责任编辑 杨 弘