

长白山森林景观历史重构的种源区划分及验证

周胜男^{1,2} 梁宇^{1*} 贺红士^{3,4} 吴志伟¹

(¹中国科学院沈阳应用生态研究所, 沈阳 110016; ²中国科学院大学, 北京 100049; ³东北师范大学地理科学学院, 长春 130024; ⁴密苏里大学自然资源学院, 美国哥伦比亚 MO 65201)

摘要 为了研究当前长白山森林植被分布和演替进程坡向差异形成的机理, 重构了 800 年前长白山火山大喷发后的森林植被演替动态, 强调种子传播在火山灰裸地上森林植被演替中的作用。火山喷发后, 种源区是没有受到破坏的原始森林生态系统, 在不考虑外界干扰的理想情况下, 其森林结构和功能长期保持相对稳定状态, 并为火山灰裸地上的植被恢复提供种子。本文综合前人研究结果, 划分了长白山火山大喷发后的火山灰裸地的范围, 并把火山灰裸地外围宽 15 km 的区域定义为种源区。为了论证种源区是一个稳定的森林生态系统, 同时为火山灰裸地上的森林景观重构奠定基础, 本文应用空间直观森林景观模型 LANDIS PRO 7.0 模拟种源区 800 年的森林地上生物量和树种分布面积的动态变化, 用森林调查数据和文献数据对模型结果进行校验和验证。结果表明, 种源区的森林地上生物量在阔叶红松林带和云冷杉林带以及整个景观水平上保持稳定波动状态。阔叶红松林带和云冷杉林带主要树种的模型初始化生物量以及景观水平上长期模拟的生物量在野外调查和文献研究的结果范围内。拟合优度检验值 $\bar{e}(\%)$ 、 $MAE(\%)$ 、 $RMSE(\%)$ 和 ME 均小于 10, 模型初始化生物量和长期模拟结果与野外调查和文献研究的结果差异较小。合理划分种源区并对其模拟结果进行校验和验证, 对种源区的森林生态系统进行有效的稳定性分析, 有助于提高火山灰裸地上森林植被演替模拟的准确性, 对正确解释当前长白山各坡向森林植被分布规律和演替进程的差异、预测未来长白山森林植被演替动态具有重要意义。

关键词 种源区; 生物量; 校验与验证; 长白山; LANDIS PRO 7.0

Provenance zone allocation and validation for reconstruction of historical forest landscape in Changbai Mountains. ZHOU Sheng-nan^{1,2}, LIANG Yu^{1*}, HE Hong-shi^{3,4}, WU Zhi-wei¹ (¹*Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China*; ²*University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China*; ³*School of Geographical Science, Northeast Normal University, Changchun 130024, China*; ⁴*School of Natural Resource, University of Missouri, Columbia, MO 65201, USA*).

Abstract: For the sake of studying the formation mechanism of forest distribution and succession process differences among four terrestrial aspects of Changbai Mountains, the forest succession dynamics after the volcano super eruption occurred 800 years ago was to be reconstructed. Especially, the role of seed dispersal in the forest succession on tephra bare land was emphasized. Provenance zone was an intact and primeval forest ecological system after the volcano eruption, of which the forest composition, stand structure and succession dynamics can keep stable in long term regardless of any interference, and it provided sufficient seeds for the vegetation recovery on tephra bare land. This study defined the distribution range of tephra bare land after Changbai volcano erupted by integrating previous research results and a 15-km extension outside the tephra bare land as provenance zone. In order to prove that provenance zone is a stable forest ecosystem and pave the way for the forest landscape reconstruction on tephra bare land, a spatially explicit

国家自然科学基金项目(31300404)、“十二五”科技支撑项目(2012BAD22B04)资助。

收稿日期: 2016-03-21 接受日期: 2016-09-18

* 通讯作者 E-mail: liangyu@iae.ac.cn

forest landscape model LANDIS PRO 7.0 was used to simulate the 800 years long dynamic changes of forest aboveground biomass and species distribution area in provenance zone. Moreover, the simulation results were calibrated and validated using inventory data and data derived from published papers. The results showed that forest aboveground biomass in provenance zone kept relatively stable either in broad-leaved Korean pine forest belt, spruce-fir forest belt or at the whole landscape scale. Both the initialization biomass of major species in broad-leaved Korean pine forest belt, spruce-fir forest belt and the long-term results simulated at landscape scale were in the range of field survey and previous researches. The goodness of fit test value \bar{e} (%), MAE (%), RMSE (%) and ME were less than 10. Little differences were found between model initialization biomass, long-term simulation results and field survey or previous researches. A reasonable provenance zone allocation, calibration and validation for the simulation results and an effective stability analysis for the forest ecosystem in provenance zone were beneficial to enhancing the veracity of forest succession simulation on tephra bare land. It is of significance to explain the present differences of forest distribution regulations and succession processes among different aspects of Changbai Mountains as well as to predict its future forest succession dynamics.

Key words: provenance zone; biomass; calibration and validation; Changbai Mountains; LANDIS PRO 7.0.

长白山天池火山最近一次普林尼式大喷发(以下简称长白山火山大喷发)发生在距今约800年前(1215 AD左右)(刘若新等,1992,1998;刘嘉麒,1999),属于全球近2000年来最大的爆炸式喷发之一。此次喷发毁灭了大面积原始森林植被,形成火山灰原生裸地,迫使森林植被重新演替(Gill *et al.*, 1992;刘若新等,1997,1998;徐文铎等,2004)。研究表明,火山灰裸地上的森林植被恢复需要以未受火山喷发影响的基带为种源区,向山顶方向传播种子,种子到达不同海拔后在火山灰裸地上着床、建群(Nakashizuka *et al.*, 1993; Bakker *et al.*, 1996; Corlett *et al.*, 2000)。按照森林的自然演替规律,长白山火山大喷发以后,其森林植被早应完成一个演替周期(300~500年),各坡向植被分布遵循垂直地带性规律。然而,野外调查发现,目前长白山大部分森林植被仍处于演替的早、中期阶段,没有达到演替顶极,各坡向森林植被分布和演替进程存在差异。为了研究这种差异的形成机理,拟重构长白山火山大喷发后的森林植被演替动态,并强调种子传播过程对火山灰裸地上森林植被演替的制约作用。

长白山火山大喷发距离现在时间久远,森林历史数据资料缺失;同时,火山喷发后长白山森林植被演替跨越了几百年和几十万 hm^2 的时空尺度,单纯的样地调查和古生态学方法无法实现,模型模拟成为研究这类古老火山上植被演替的重要手段。一方面,在样地数据缺失的条件下,模型可以利用“3S”技术对多元数据进行整合、统计分析,实现模拟。另

一方面,在开展大尺度研究时,模型具备以下3方面优点:1)在机理研究方面,能够集成样点、样地上的研究成果外推(*scaling up*)到百万甚至千万公顷景观或者区域尺度;2)在预测研究方面,能够根据已有的观测数据建立植被与地形、海拔的关系,用此关系推测非观测区植被的数量与分布;3)当生态因子间错综复杂的相互作用超过了人的分析能力时,模型是很好的研究工具。如,Thrippleton等(2014)应用景观模型 LandClim 模拟了陶波火山喷发后长达1700年的植被演替过程;Bey(2003)应用 Evapoclimatology 模型模拟了喀拉喀托火山自1883年喷发后植被演替的4个阶段。空间直观森林景观模型 LANDIS PRO 结合已有的生态学原理,将小尺度上的研究结果空间外推至大尺度的森林景观变化之中(Mladenoff *et al.*, 1996, 2004; He *et al.*, 1996),已被证实能够很好地用于长白山森林植被演替的研究(He *et al.*, 2002, 2005; Liang *et al.*, 2012, 2013, 2014; 梁宇等, 2012)。与其他模型相比, LANDIS PRO 模型不仅能够模拟森林植被的演替动态,还能够模拟种子传播、幼苗建群、树种生长、死亡等森林植被从无到有的过程。

本文在综合前人研究的基础上,划分了800年前长白山火山大喷发后火山灰裸地和种源区的分布范围。然后应用 LANDIS PRO 模型,结合野外调查和空间统计,以空间代替时间的方法,模拟长白山火山大喷发后种源区800年的森林地上生物量和树种分布面积的动态变化。最后用森林调查数据和文献

数据进行模型校验和结果验证。合理划分种源区对火山灰裸地上的森林植被恢复具有重要意义,因为种源区的宽度和分布范围直接关系到其能否为火山灰裸地提供丰富的种子。长白山火山大喷发以后,种源区是保存完好的原始老龄林,在不考虑外界干扰的理想情况下,其森林结构和功能能够长期保持相对稳定状态。因此,模拟种源区的森林植被演替动态,用森林调查数据对模拟结果进行验证和有效的稳定性分析,是准确模拟火山灰裸地上森林植被演替动态的基础,有助于真实再现火山灰裸地上的森林植被恢复过程,对正确解释当前长白山各坡向森林植被分布规律和演替进程的差异、预测未来长白山森林植被演替动态具有重要意义。

1 研究区与研究方法

1.1 长白山概况

长白山位于我国吉林省东南部安图县、抚松县、长白县和朝鲜北部咸镜道的交界处,主体天池火山(42°00'N,128°03'E)位于中朝边界,是松花江、图们江和鸭绿江的源头。该区属于受季风影响的温带大陆性山地气候,冬季寒冷干燥,夏季温暖湿润。年均温-7.3~2.8℃,年均降水量山下为600~900mm,天池为1340~1809mm。长白山4个坡向的地形特征差异明显,北坡较缓,其他3个坡向较陡。长白山北坡植被垂直分异特征明显,呈带状分布,自山麓至山顶形成4个带谱:阔叶红松林带分布于海拔1100m以下的玄武岩台地,组成树种有红松(*Pinus koraiensis*)、紫椴(*Tilia amurensis*)、色木槭(*Acer mono*)、蒙古栎(*Quercus mongolica*)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)、山杨(*Populus davidiana*)、白桦(*Betula platyphylla*)、春榆(*Ulmus propinqua*)、胡桃楸(*Juglans mandshurica*)等;云冷杉林带分布在海拔1100~1700m的玄武岩高原,云冷杉林占优势,立木以鱼鳞云杉(*Picea jezoensis*)、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*);亚高山岳桦林带分布在海拔1700~2100m,优势树种为岳桦(*Betula ermanii*),伴生有少量的长白落叶松;高山苔原带位于长白山林线(2100m)以上,主要植物种类有牛皮杜鹃(*Rhododendrin aureum*)、笃斯越桔(*Vaccinium uliginosum*)、松毛翠(*Phyllodoce caerulea*)等。东坡植被斑块特征明显;西坡和南坡总体上呈现为带状分布,但带内镶嵌大量斑块,带间存在过渡。

1.2 火山灰裸地及种源区划分

本研究需要根据已有的关于长白山火山大喷发后喷发物分布范围的研究划分火山灰裸地的范围,进而划分种源区的范围,最终确定整个研究区的范围。Machida等(1990)、李春风等(1999)和刘祥等(2000,2006)在实地考察的基础上得出了长白山火山喷发物在我国比较准确的分布范围(图1)。Machida等(1990)将火山喷发物划分成二道白河火成碎屑、园池火成碎屑、长白火成碎屑、两江泥石流堆积、园池空降火山灰、白山火成碎屑流等6个沉积相。李春风等(1999)、刘祥等(2000,2006)研究表明,火山喷发物以天池火山口为顶点向SEE方向呈扇形分布,在锥体上绕火山口呈圈状分布,在沟谷、低洼和平缓地带呈席状分布。诸多研究均表明,长白山火山大喷发后喷发物分布主要受地形控制,沿河谷低洼地带呈扇形展布。

长白山火山喷发物距离火山口由近到远依次为:火山熔岩、浮石、火成碎屑、火山泥流、火山灰(Julie et al. 2008; Brittany et al. 2014)。因此,火山喷发物的最大分布范围即为火山灰裸地的分布范围。本文综合以上3个研究结果得出长白山火山喷发物在我国境内的最大分布范围(图1),朝鲜境内的喷发物分布范围通过河谷、山脊的分布特征并结合文献资料(Machida et al. 1986)估计得到,从而得到完整的长白山火山喷发物分布范围,最后对这个范围进行数字化,得到火山裸地的分布范围。研究表明,一个狭窄的种源区更有利于基因结构和基因多样性的保护(Siegfried et al. 2006)。Siegfried等(2013)进一步建议将植被待恢复区周围半径30km以内的区域作为种源区。为了得到一个合理的种

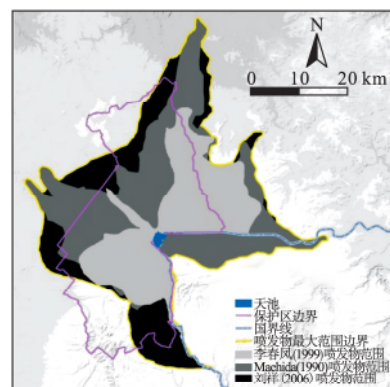


图1 长白山火山大喷发后喷发物分布范围示意图
Fig.1 Distribution range of eruption materials after Changbai volcano super eruption

源区,本研究基于上述理论设置了4种种源区划分方案,分别为火山灰裸地外围宽5、10、15和20 km的区域,分别比较种源区阔叶红松林带、云冷杉林带和景观水平的模型初始化生物量对这4种种源区宽度的敏感性,将生物量模拟结果在种源区宽度超过某一数值不再变化时的宽度作为种源区的宽度。

1.3 LANDIS PRO 森林景观模型

1.3.1 模型介绍 LANDIS PRO 7.0 是 LANDIS 模型的最新版本,基于64位操作系统,通过综合像元尺度上的非空间过程和景观尺度上的空间过程实现空间尺度外推,通过模拟时间序列实现时间尺度外推,能够综合模拟更大时空尺度($10^1 \sim 10^3$ 年, $10^3 \sim 10^8$ hm²)上的森林景观过程。LANDIS PRO 7.0 把森林景观看作是由相同大小的像元组成的网格,通过跟踪每个像元上每一个树种的年龄和株数等信息来模拟森林动态,分别从树种、林分和景观水平输出各树种的株数(Density)、胸高断面积(BA)、生物量(BIO)和碳储量(Carbon)等,可直接用森林二类调查数据对结果进行校验和验证,模拟结果将更加真实。

1.3.2 模型参数化 紫椴、红松、蒙古栎、水曲柳、色木槭、春榆、白桦、山杨是阔叶红松林带的优势树种,其胸高断面积之和占阔叶红松林大样地总胸高断面积的95.29%(郝占庆等,2008);鱼鳞云杉、臭冷杉和落叶松是云冷杉林带的优势树种,重要值分别为107.43、98.26和66.69,位居前列(邵彬等,2000);岳桦是岳桦林带的优势树种,形成大面积纯林。因此,本文探讨这12个乔木树种在长白山火山大喷发后的自然演替,模拟的空间分辨率为

100 m×100 m,时间步长为10年,模拟起始年为1215年,模拟到2015年,输出结果的第0年表示1215年,第800年表示2015年。模型参数包括空间参数和非空间参数。空间参数主要包括研究区土地类型图和树种组成图;非空间参数主要包括树种生活史属性、树种建群概率、树种生长曲线、土地类型图属性、树种组成图属性等。

(1) 空间参数:土地类型图和树种组成图是GIS格式文件,通过ERDAS格式转换工具转换而来。本研究利用数字高程图(DEM),以地形、海拔、坡度、坡向、河流等地理要素为主要分类因子,将整个景观划分成多块相对比较均质的土地类型。首先,根据长白山保护区开发区管委会区域图将研究区划分成东西南北4个山体坡向,东坡与北坡以图们江为界,东坡与南坡以鸭绿江为界,北坡与西坡以松花江为界。然后,依次叠加海拔分级图层(4个:531~1100、1100~1700、1700~2100和2100~2749 m)、阴阳坡图层(2个:阴坡:0°~90°,270°~360°,阳坡:90°~270°)、陡缓坡图层(2个:缓坡:0°~25°,陡坡:25°~90°)、山脊图层、山谷图层、天池图层、河流图层,最后划分出163种土地类型。根据长白山自然保护区林相图和遥感影像将研究区的树种组成成分成66类。

(2) 非空间参数:树种的生活史属性主要通过引用前期相似研究区的参考文献(He *et al.*, 2002; Liang *et al.*, 2013, 2014)及野外调查方式获得(表1)。树种建群概率(SEP)是LANDIS PRO 7.0设计用来反映树种在各个土地类型上能够存活并建群的能力,取值范围在0~1,SEP值越大表示树种在该土

表1 长白山主要树种生活史属性

Table 1 Life attributes of major species in Changbai Mountains

树种名称	寿命 (a)	成熟年龄 (a)	耐阴性	耐火性	有效传播 距离(m)	最大传播 距离(m)	萌发率	最小萌发 年龄(a)
臭冷杉	200	30	4	5	20	800	0	0
色木槭	200	30	4	3	100	500	0.3	20
岳桦	200	30	1	2	200	1000	0.5	20
白桦	150	20	1	1	200	1500	0.8	15
水曲柳	300	30	5	2	50	500	0.1	30
落叶松	300	30	2	5	100	850	0	0
鱼鳞云杉	300	30	4	4	50	800	0	0
红松	320	30	4	4	50	900	0	0
山杨	150	30	2	1	300	1500	1	10
蒙古栎	320	40	2	3	20	1000	0.9	20
紫椴	300	30	4	2	50	500	0.1	20
春榆	250	30	3	3	300	1200	0.7	20

耐阴性和耐火性分为1~5级,1级耐受性最弱,5级耐受性最强;萌发率表示萌发能力,取值范围为[0,1],值越大,萌发能力越强。数据来源于前期相似研究区的参考文献(He *et al.*, 2002; Liang *et al.*, 2013, 2014)以及2014年8月的长白山森林样地调查。

地类型上建群的概率越高。本研究的树种建群概率通过生态系统过程模型 LINKAGES 集成当前气象数据、土壤水分养分数据及树种生理生态数据模拟得到。树种生长曲线以 Gompertz(1825) 模型为基础, 结合长白山地区主要树种的异速生长方程(胡云云等, 2009) 及野外调查数据获得。树种组成属性根据前人的研究成果(郝占庆等, 2008; 张春雨等, 2009) 和野外调查数据计算获得。

1.4 模型校验与结果验证

采用标准误差(standard error) 和拟合优度检验(goodness of fit test), 用野外调查数据和文献数据对阔叶红松林带和云冷杉林带主要树种的模型初始化生物量进行校验, 对景观水平上总生物量的长期模拟结果进行验证。拟合优度检验的指标分别为: 相对平均误差($\bar{e}(\%)$) (式 1)、相对平均绝对误差(MAE(%)) (式 2)、相对均方根误差(RMSE(%)) (式 3) 和 Nash-Sutcliffe 确定性系数(ME) (式 4) (Wang *et al.*, 2014)。 $\bar{e}(\%)$ 估计平均偏差和模型模拟的精度, MAE(%) 和 RMSE(%) 用绝对误差评价模型模拟值的精度, ME 用来估计模型模拟值与野外调查值之间的误差。

$$\bar{e}(\%) = 100 \times \frac{\sum_{i=1}^n (O_i - P_i)}{\bar{O}} \quad (\text{式 1})$$

$$MAE(\%) = 100 \times \frac{\sum_{i=1}^n |O_i - P_i|}{\bar{O}} \quad (\text{式 2})$$

$$RMSE(\%) = 100 \times \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (O_i - P_i)^2}{n}} \quad (\text{式 3})$$

$$ME = 1 - \frac{\sum_{i=1}^n (O_i - P_i)^2}{\sum_{i=1}^n (O_i - \bar{O})^2} \quad (\text{式 4})$$

其中 O_i 为野外调查值, \bar{O} 为 i 个野外调查值的平均值, P_i 为模型模拟值, n 为验证样点数量。

1.5 数据处理

LANDIS PRO 7.0 模拟结果能够直接输出树种在不同年份不同土地类型上的生物量。LANDIS PRO 模型在模拟树种生物量时采用的生物量模型和参数来自 Jenkins 等(2004) 提出的计算北美针叶

树和阔叶树的地上生物量的公式和参数, 这些生物量模型已被证实同样适用于我国长白山林区(He *et al.*, 2002, 2005; Liang *et al.*, 2012, 2013, 2014; 梁宇等, 2012)。本研究应用 LANDIS PRO 7.0 Statistics 统计 LANDIS 的模拟结果, 将统计结果中的生物量分别转化成种源区阔叶红松林带、云冷杉林带和景观水平森林地上生物量(用每个植被带的总地上生物量除以相应植被带的总像元数)。由于 LANDIS PRO 6.0 Statistics 能够直接统计出每个树种在每个模拟年每个土地类型上的像元数(LANDIS PRO 7.0 Statistics 不具备此功能), 因此, 本研究应用 LANDIS PRO 6.0 Statistics 再次对模拟结果进行统计, 将统计结果转化成每个树种在不同土地类型上所占像元的百分比, 即面积百分比。比较模型模拟值与野外调查值, 如果模型模拟值在野外调查结果范围内, 则模拟结果与实际相符。分别计算模型模拟值和野外调查值的 $\bar{e}(\%)$ 、MAE(%)、RMSE(%) 和 ME 值, $\bar{e}(\%)$ 、MAE(%)、RMSE(%) 3 个值越接近于 0, MAE(%) 与 RMSE(%) 差异越大, 同时 ME 值越接近于 1, 模型模拟值与野外调查值的差异越小, 模型模拟的精度越高。

2 结果与分析

2.1 火山灰裸地及种源区

火山灰裸地呈西北-东南向扇形分布, 在河谷低洼地带舌状延伸, 西北部主要在长白山自然保护区内, 东南部在朝鲜境内, 面积为 38.79 万 hm^2 , 占研究区总面积的 39.69%。800 年前, 长白山火山大喷发导致火山灰裸地上的森林植被全部被毁灭, 其森林植被的恢复需要通过种子传播过程从火山灰裸地外围未受火山喷发影响的区域获得种源。4 种种源区划分方案的研究结果表明, 其他模型参数不变, 当种源区宽度为 5 km 时, 种源区阔叶红松林带、云冷杉林带、岳桦林带的模型初始化生物量远低于实际水平; 当种源区宽度为 10 km 时, 种源区 3 个植被带的模型初始化生物量增加但仍低于实际水平; 当种源区宽度为 15 km 时, 种源区阔叶红松林带、云冷杉林带、岳桦林带的模型初始化生物量分别为: 340.34 、 259.29 、 $129.56 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$, 而长白山这 3 个植被带野外调查的森林地上生物量分别为: (328.25 ± 41.29) 、 (255.08 ± 19.92) 、 $(120.12 \pm 2.74) \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$, 模型模拟结果与实际情况相符。当种源区宽度为 20 km 时, 种源区 3 个植被带的模型初始化生物量

与种源区宽度为 15 km 时的模拟结果相同。由此可知,当种源区宽度超过 15 km 时,模型模拟结果不再变化。因此,本文把火山灰裸地外围宽 15 km 的扩展范围定义为种源区。种源区的北部、西部和西南部位于长白山自然保护区周围 7 个林业局(龙和林业局、白河林业局、露水河林业局、阳泉林业局、松江河林业局、临江林业局及长白县林业局)内,东南部在朝鲜境内,面积为 57.71 万 hm^2 ,占研究区总面积的 60.31%。位于天池火山西南方的望天鹅火山和东南方朝鲜境内的胞胎山火山均在种源区内(图 2)。种源区的森林植被以阔叶红松林为主,占种源区总面积的 62.70%;其次为云冷杉林,占种源区总面积的 34.61%。种源区面积约为火山灰裸地面积的 1.5 倍,且种源区各植被带的模型初始化生物量代表长白山林区的实际水平,能够为火山灰裸地上的森林植被恢复提供充足的种子。本研究对种源区和火山灰裸地均进行了模拟,由于本文旨在为长白山火山灰裸地上的森林景观历史重构做好前期准备,进行种源区划分及其森林植被演替动态模拟与验证,因此本文只对种源区的模拟结果进行分析。

2.2 种源区森林地上生物量和树种分布面积变化动态

2.2.1 阔叶红松林带森林地上生物量和树种分布面积变化

阔叶红松林带森林地上总生物量变化总体上处于稳定的波动状态,但主要树种的生物量和空间分布面积变化差异较大。模拟前 100 年,山杨、白桦的生物量和面积百分比随着紫椴、红松、水曲柳的生物量的下降而增加;100~400 年,山杨(12.43%)、白桦(11.96%)的面积百分比低于紫椴(16.01%)、水曲柳(15.88%)、红松(14.60%)、色木

槭(13.63%)的面积百分比。由于老树死亡、幼苗更新以及种间竞争的存在,山杨、白桦的生物量在 100~400 年呈现波动状态并同时在第 200 年和第 350 年出现两次极大值,但山杨、白桦在这一阶段的生物量贡献率总体上最大,超过了紫椴、水曲柳、红松、色木槭等 4 个树种(图 3)。这可能是由于林分自稀疏给阳性树种山杨、白桦提供了较多的生长空间和光照,使其生态位扩大;由于山杨、白桦是速生树种,生物量增长速率快,同时树的株数会随着尺寸的增大而减少,因此会出现生物量和树种分布面积不同步的情况。模拟中后期,随着林分越来越郁闭,山杨、白桦因缺乏足够的生长空间和光照而死亡,生物量和空间分布面积减少,而红松、水曲柳、色木槭等耐阴树种在郁闭条件下能更好生长,其生物量和树种分布面积增加。

2.2.2 云冷杉林带森林地上生物量和树种分布面积变化

模拟前 150 年,鱼鳞云杉和臭冷杉的生物量最多,分别为 140.28 和 $80.91 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$,分别占云冷杉林带总地上生物量的 54%和 30%,面积百分比均为 16.27%左右。这是因为云冷杉林带海拔较高,光照和热量不充足,更适合耐冷湿的云杉冷杉(耐阴等级为 4)生存。模拟中后期(150~800 年),臭冷杉的生物量和面积百分比减少,红松和色木槭的生物量和面积百分比增加,并保持稳定波动状态。这可能是因为臭冷杉因达到寿命(200 年)而死亡引起林分自稀疏,使红松、色木槭具有一定的生长空间。鱼鳞云杉由于寿命长(300 年),多为大树,其生物量和面积百分比在整个模拟时长内都保持最高水平,分别约为 $122.32 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ 和 31.13%(图 3)。

2.2.3 景观水平森林地上生物量和树种分布面积变化

种源区景观水平上的森林地上生物量处于长期稳定波动状态(图 3)。模拟前 150 年,森林地上生物量随时间增加而减少,从 $248.23 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ 下降到 $118.55 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ 。这主要是因为种源区以生物量贡献率大的阔叶红松老龄林为主,总地上生物量高。火山喷发后,树木因自身达到寿命或生长空间不足而死亡,更新幼苗新增的生物量低于损失的生物量,生物量持续减少。老树死亡(自稀疏)使林下生长空间增多,更多幼树能够建群生长,生物量随之增加;同时,激烈的种间竞争也会导致一部分已建群的树种死亡,生物量随之减少。因此,模拟中期,生物量在 $(183.18 \pm 24.97) \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ 范围内波动。经过长期的内部自组织和自我协调,树种组成和林分结构

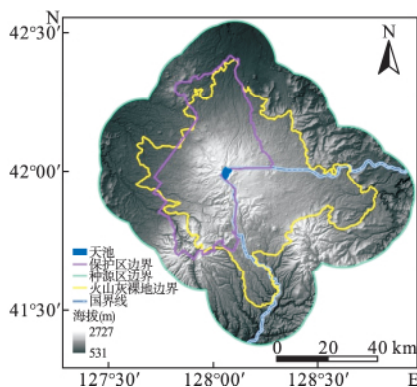


图 2 长白山火山大喷发后火山灰裸地及种源区分布示意图

Fig.2 Distribution map of tephra bare land and provenance zone after Changbai volcano super eruption

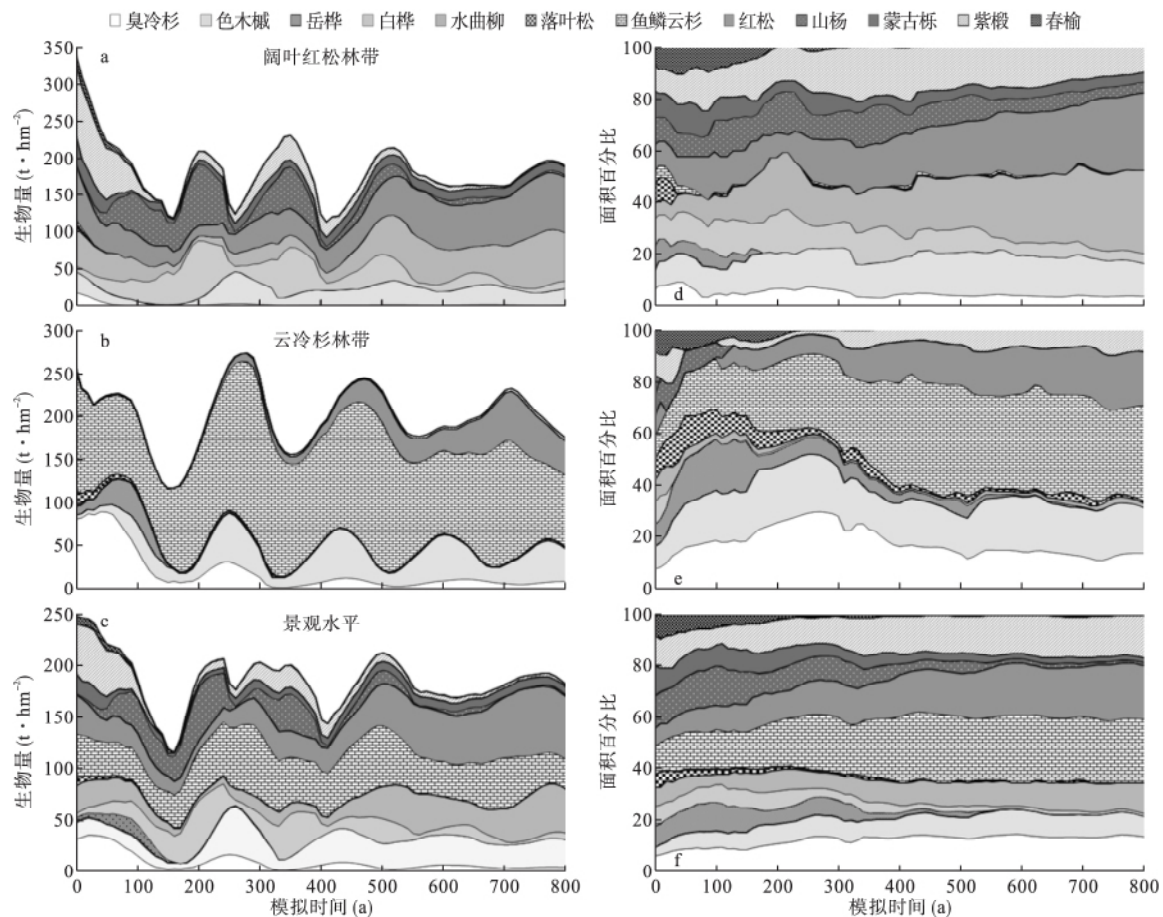


图3 种源区森林地上生物量和树种分布面积变化动态

Fig.3 Dynamic change of forest above-ground biomass and species distribution area in provenance zone

趋于稳定,模拟后300年,森林地上生物量达到稳定水平,波动幅度为 $(180.34 \pm 8.31) \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ 。就树种而言,模拟前400年,山杨、白桦对森林地上生物量的贡献率较大,分别为 (24.23 ± 14.79) 、 $(22.63 \pm 13.05) \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$;模拟后400年,红松 $(47.66 \pm 12.81) \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ 、水曲柳 $(30.09 \pm 10.95) \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ 、色木槭 $(27.40 \pm 2.76) \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ 的生物量超过山杨白桦并有序波动,成为种源区景观水平上森林地上生物量的主要贡献者;在800年模拟时长内,鱼鳞云杉一直是种源区景观水平上森林地上生物量的稳定提供者,约为 $(42.48 \pm 10.48) \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ 。

就树种分布面积而言,鱼鳞云杉、臭冷杉、紫椴、红松、水曲柳、色木槭等耐阴树种在整个模拟时长内均保持较高且稳定的面积百分比,波动范围分别为 $21.18\% \pm 4.48\%$ 、 $13.56\% \pm 2.20\%$ 、 $15.09\% \pm 4.21\%$ 、 $8.39\% \pm 1.87\%$ 、 $13.16\% \pm 2.67\%$ 、 $7.66\% \pm 1.24\%$ 。岳桦、白桦、山杨、落叶松、蒙古栎、春榆等稍不耐阴树种仅在模拟前400年具有一定的分布面积,模拟后

400年分布面积很少(图3)。

2.3 种源区模型校验与结果验证

2.3.1 阔叶红松林带森林地上生物量模型校验

长白山阔叶红松林带当前主要树种的生物量由大到小依次为:紫椴 $(75.38 \sim 101 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2})$ 、红松 $(61.65 \sim 81.54 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2})$ 、水曲柳 $(51.52 \sim 59.26 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2})$ 、色木槭 $(17.03 \sim 59.69 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2})$ 、蒙古栎 $(16.98 \sim 35.35 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2})$ (纯林除外)、白桦 $(17.21 \sim 35.25 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2})$ (纯林除外)、山杨 $(7.05 \sim 14.10 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2})$ 。各树种的模型初始化生物量从大到小依次为:紫椴 $(95.59 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2})$ 、红松 $(73.77 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2})$ 、水曲柳 $(51.37 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2})$ 、色木槭 $(28.62 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2})$ 、蒙古栎 $(35.98 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2})$ 、白桦 $(16.32 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2})$ 、山杨 $(9.97 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2})$,均接近或位于野外调查所得的生物量范围。拟合优度检验值均低于10,各树种的初始化生物量反映了实际水平(图4)。

2.3.2 云冷杉林带森林地上生物量模型校验 鱼鳞云杉和臭冷杉是长白山云冷杉林带的主要树种,

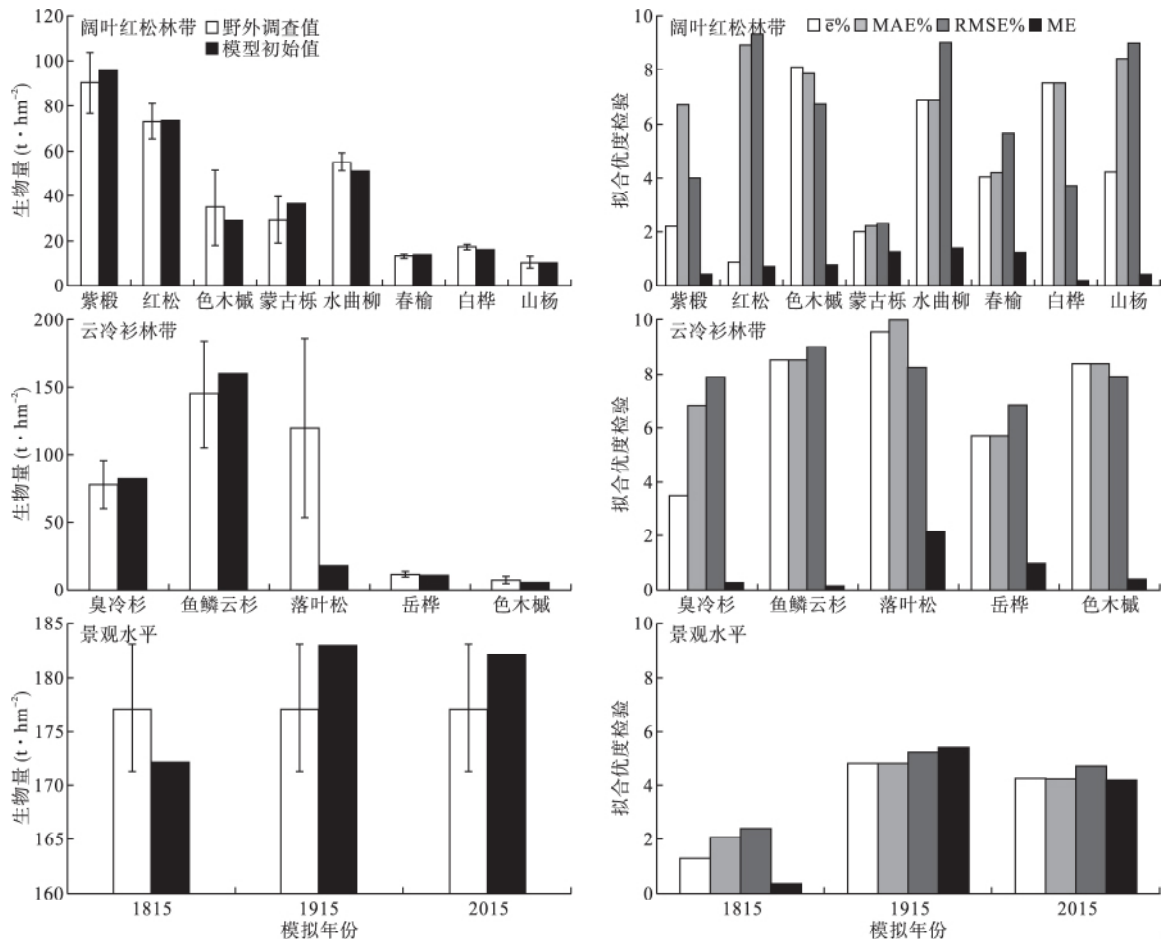


图4 种源区模型校验与结果验证

Fig.4 Model calibration and result validation of provenance zone

部分数据引用了李文华等(1981)、方精云等(1996)、罗天祥(1996)、姜萍等(2008)、李明泽(2010)、么鹏等(2014)、Zhang等(2014)的研究结果。

生物量分别为 85.89 ~ 190.74 和 50.92 ~ 96.16 $t \cdot hm^{-2}$ 二者生物量之和约占云冷杉林带总生物量的 80%。这两个树种的模型初始化生物量分别为 160.28 和 80.91 $t \cdot hm^{-2}$,与野外调查所得生物量拟合度较好 (<10) ,说明模型初始化生物量反映了长白山生物量分布的实际水平。落叶松是长白山隐域性森林植被,多分布于沿河低洼沼泽地区,生物量分布不均匀,落叶松纯林的生物量最高达 227.90 ~ 246.09 $t \cdot hm^{-2}$ (李文华等,1981; 罗天祥,1996),非纯林的生物量仅为 20 $t \cdot hm^{-2}$ 左右(野外调查)。因此,落叶松的模型初始化生物量存在不确定性。岳桦与色木槭在云冷杉林带有少量分布,模型初始化生物量分别为 10.21 和 4.99 $t \cdot hm^{-2}$,野外调查生物量分别为 12.66 和 5.21 $t \cdot hm^{-2}$,差异较小(图4)。

2.3.3 景观水平森林地上生物量验证 研究表明,吉林省乔木层平均生物量为 80 ~ 180 $t \cdot hm^{-2}$ (罗天祥,1996; Zhang *et al.*, 2014)。李明泽(2010)研究结

果显示,长白山自然保护区的平均森林生物量高于 160 $t \cdot hm^{-2}$ 。模拟后 300 年的平均生物量介于 170 ~ 200 $t \cdot hm^{-2}$,与前人研究结果吻合。1815、1915 和 2015 年的模拟生物量(分别为 172.22、182.92、181.93 $t \cdot hm^{-2}$) 均在野外调查所得结果范围(177.15 ± 5.89 $t \cdot hm^{-2}$) 内; 3 个年份的拟合优度检验值均低于 6 符合模拟精度要求(0 ~ 10)。以上说明种源区景观水平森林地上生物量长期模拟结果与野外调查实际水平相符(图4)。

3 讨论

研究表明种源区划分要以基因遗传为基础,同时确保种源区与植被待恢复区生态环境的一致性(王继刚,2001)。本文的种源区是植被待恢复区(火山灰裸地)外围宽 15 km 的区域,符合 Siegfried 等(2006,2013)制定的种源区划分标准(<30 km)。在长白山火山大喷发以前,种源区与火山灰裸地的

生态环境相似,二者同属长白山植物区系,主要为温带阔叶林和针阔混交林。同时,通过比较4种种源区划分方案,当种源区的宽度为15 km时,种源区各植被带的模型初始化森林地上生物量与长白山实际情况相当,且当种源区宽度超过15 km时,种源区各植被带生物量模拟结果不再变化。综上所述,本文关于种源区的划分具有合理性,确保了种源区森林植被初始状态的模拟与真实情况相符,最大化了种源区与火山灰裸地在植物基因遗传和区域环境上的一致性,确保种源区能够为火山灰裸地上乔木植物的恢复提供充足的种子。

稳定性是原始森林生态系统重要特征之一(MacArthur, 1955; Elton, 1958; 马风云, 2002)。由于原始森林生态系统具有抵抗力、恢复力、持久性和变异性(王国宏, 2002),系统在受到外部扰动后能够保持和恢复其初始状态。长白山是第三纪植物区系分化发展而来的古老森林,长期以来保持着稳定的生态系统(王荣亮, 2010)。800年前长白山火山大喷发以后,种源区的森林植被几乎没有受到火山喷发的影响,仍是原始老龄林,因此,生态系统稳定性特征在种源区得以继承并延续。经过800年的模拟,种源区的森林地上生物量无论在样带水平还是在景观水平都保持稳定波动状态,波动幅度由大变小最后保持稳定。模拟的0~150年,火山喷发喷出的气溶胶、悬浮颗粒、SO₂和HF等气体使区域气候异常,导致种源区的森林生态系统暂时失去平衡;150~500年,森林生态系统开始恢复并趋向一个组织程度更高的波动状态;在模拟的最后300年,种源区森林生态系统已经从有序波动达到一种更高级的有序稳定,并长时间保持着这种稳定状态。研究表明,衡量森林生态系统稳定性的重要指标包括物种组成、结构和优势种(丁惠萍等, 2006)。种源区阔叶红松林带结构复杂,生物多样性丰富,但优势种不明显,物种之间共生与竞争并存,如,色木槭是红松的伴生种,山杨与白桦共生,但是色木槭、红松与山杨、白桦之间存在竞争关系。在800年模拟时长内,尽管有的树种生物量在不同年份变化较大,但是由于各树种之间此消彼长、相互制约,阔叶红松林带的总地上生物量仍处于稳定波动状态。云冷杉林带的物种虽然没有阔叶红松林带丰富,但是优势种(鱼鳞云杉和臭冷杉)明显,鱼鳞云杉在整个模拟时长内都保持较高的生物量,维持着该带森林生态系统的平衡。

本研究考虑了地下环境因子(如土壤)对生物量的影响,是通过树种建群概率(SEP)间接实现的,但是由于研究的对象是发生在800年前的火山喷发,缺少长时间尺度的土壤、气象数据,所以不易得到地下部分的生物量。同时,本研究在模型模拟时存在一定的不确定性,主要是指LANDIS模型的随机成分,比如种子传播和建群。Xu等(2004, 2005)研究表明,LANDIS模型的不确定性在模拟初期很小,随着模拟时间的增加而增加,最后达到一个稳定状态。达到稳定状态时,模型的输入参数的不确定性对景观水平的模拟结果影响不大。这说明尽管初始化的种源信息有一定的不确定性,但是LANDIS模型仍可以可靠地用于预测种源区大时空尺度上的森林景观变化,对量化种子到达时间对火山灰裸地上森林植被演替滞后的时间可能有20~25年的误差。

参考文献

- 丁惠萍,张社奇,钱克红,等. 2006. 森林生态系统稳定性研究的现状分析. 西北林业学报, 21(4): 28-31.
- 方精云,刘国华,徐篙龄. 1996. 我国森林植被的生物量和净生产量. 生态学报, 16(5): 497-508.
- 郝占庆,李步杭,张健,等. 2008. 长白山阔叶红松林样地(CBS): 群落组成与结构. 植物生态学报, 32(2): 238-250.
- 胡云云,亢新刚,赵俊卉. 2009. 长白山地区天然林林木年龄与胸径的变动关系. 东北林业大学学报, 37(11): 38-42.
- 姜萍,叶吉,王绍先,等. 2008. 长白山南坡森林群落组成、结构以及树种多样性的垂直分布. 北京林业大学学报, 30(1): 258-262.
- 李春风,吕纪宁,王军亮,等. 1999. 长白山天池火山的危害性和火山碎屑流灾害评估. 东北地震研究, 15(3): 64-73.
- 李明泽. 2010. 东北林区森林生物量估算及分析(博士学位论文). 哈尔滨: 东北林业大学.
- 李文华,邓坤牧,李飞. 1981. 长白山主要生态系统生产量的研究. 森林生态系统研究, 2: 34-50.
- 梁宇,贺红士,胡远满,等. 2012. 空间异质性对样地数据空间外推的影响. 应用生态学报, 23(1): 1-8.
- 刘祥,隋维国,王锡魁. 2000. 长白山火山1000年前火山泥石流堆积及其灾害. 长春科技大学学报, 30(1): 15-18.
- 刘祥. 2006. 长白山火山历史上最大火山爆发火山碎屑物层序与分布. 吉林大学学报, 36(3): 313-318.
- 刘嘉麒. 1999. 中国火山. 北京: 科学出版社.
- 刘若新,李继泰,魏海泉,等. 1992. 长白山天池火山——一座具潜在喷发危险的近代火山. 地球物理学报, 35(5): 661-665.
- 刘若新,魏海泉,仇士华,等. 1997. 长白山天池火山最近一

- 次大喷发年代研究及其意义. *中国科学*, **27**(5): 437-441.
- 刘若新, 魏海泉, 李继泰. 1998. 长白山天池火山近代喷发. 北京: 科学出版社.
- 罗天祥. 1996. 中国主要森林类型生物生产力格局及数字模型(博士学位论文). 北京: 中国科学院研究生院(国家计划委员会自然资源综合考察委员会).
- 马风云. 2002. 生态系统稳定性若干问题研究评述. *中国沙漠*, **22**(4): 401-407.
- 么鹏, 张彩虹, 赵红蕊, 等. 2014. 吉林省能源树种色木槭的资源现状与开发潜力. *北华大学学报*, **15**(1): 101-104.
- 邵彬, 邓坤牧. 2000. 长白山北坡亚高山云冷杉林的植物种类组成及重要值. *自然资源学报*, **15**(1): 66-73.
- 王国宏. 2002. 再论生物多样性与生态系统的稳定性. *生物多样性*, **10**(1): 126-134.
- 王继刚. 2001. 水曲柳最佳种源选择与种源区划(硕士学位论文). 哈尔滨: 东北林业大学.
- 王荣亮. 2010. 清代民国时长白山森林开发及其生态环境变迁史研究(硕士学位论文). 呼和浩特: 内蒙古师范大学.
- 徐文铎, 何兴元, 陈玮, 等. 2004. 长白山植被类型特征与演替规律的研究. *生态学杂志*, **23**(5): 162-174.
- 张春雨, 赵秀海, 赵亚洲, 等. 2009. 长白山温带森林不同演替阶段群落结构特征. *植物生态学报*, **33**(6): 1090-1100.
- Bakker JP, Grootajans AP, Hermy M, *et al.* 1996. Seed banks and seed dispersal: Important topics in restoration ecology. *Acta Botanica Neerlandica*, **45**: 461-490.
- Bey A. 2003. Evapoclimatology modelling of four restoration stages following Krakatau's 1883 destruction. *Ecological Modelling*, **169**: 327-337.
- Brittany DB, Chelsea ML, Nicholas MP, *et al.* 2014. Dynamics of pyroclastic density currents: Conditions that promote substrate erosion and self-channelization—Mount St Helens, Washington (USA). *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, **276**: 189-214.
- Corlett RT, Hau BCH. 2000. Seed dispersal and forest restoration // Elliott SJ, Kerby DB, Hardwick K, *et al.*, eds. Forest Restoration for Wildlife Conservation. Thailand: International Tropical Timber Organization and the Forest Restoration Research, Chiang Mai University: 317-325.
- Elton CS. 1958. The Ecology of Invasions by Animals and Plants. Chicago: University of Chicago Press.
- Gill J, Dunlap C, McCurry M. 1992. Large-volume, mid-latitude, Cl-rich volcano eruption during 600-1000 AD, Baitoushan, China. Climate, Volcanism and Global Change American Geographical Union Chapman Conference (March 23-27), Hilo, Hawaii, USA, 1-10.
- Gompertz B. 1825. On the nature of function expressive of the law of mortality, and on a new mode of determining the value of life contingencies. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, **115**: 513-583.
- He HS, Hao ZQ, Larsen DR, *et al.* 2002. A simulation study of landscape scale forest succession in northeastern China. *Ecological Modelling*, **156**: 153-166.
- He HS, Hao ZQ, Mladenoff DJ, *et al.* 2005. Simulating forest ecosystem response to climate warming incorporating spatial effects in north-eastern China. *Journal of Biogeography*, **32**: 2043-2056.
- He HS, Mladenoff DJ. 1996. Spatially explicit and stochastic simulation of forest-landscape fire disturbance and succession. *Ecology*, **80**: 81-99.
- Jenkins JC, Chojnacky DC, Heath LS, *et al.* 2004. Comprehensive Database of Diameter-based Biomass Regressions for North American Tree Species. USDA Forest Service: 1-47.
- Julie F, Steven NC, John TM. 2008. Simulation of the 1980 eruption of Mount St. Helens using the ash-tracking model PUFF. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, **175**: 355-366.
- Liang Y, He HS, Wu ZW, *et al.* 2014. Effects of environmental heterogeneity on predictions of tree species' abundance in response to climate warming. *Environmental Modeling and Software*, **59**: 222-231.
- Liang Y, He HS, Jacob SF, *et al.* 2013. Thematic and spatial resolutions affect model-based predictions of tree species distribution. *PLoS One*, **8**: e67889.
- Liang Y, He HS, Yang J, *et al.* 2012. Coupling ecosystem and landscape models to study the effects of plot number and location on prediction of forest landscape change. *Landscape Ecology*, **27**: 1031-1044.
- Machida H, Moriwaki H, Zhao DC. 1986. Historical eruptions of the Changbai volcano resulting in large-scale forest devastation (deduced from widespread tephra). *Natural Environment Research Council*, **20**: 23-26.
- Machida H, Moriwaki H, Zhao DC. 1990. The recent major eruption of Changbai volcano and its environmental effects. Tokyo Metropolitan University: 1-20.
- Mladenoff DJ. 2004. LANDIS and forest landscape models. *Ecological Modelling*, **180**: 7-19.
- Mladenoff MJ, Host GE, Boeder J, *et al.* 1996. LANDIS: A spatial model of forest landscape disturbance, succession, and management // Goodchild MF, Steyaert BO, Parks C, *et al.*, eds. GIS and environment modeling: Progress and research issues. New York: 175-180.
- MacArthur R. 1955. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology*, **36**: 533-536.
- Nakashizuka T, Iida S, Tanimoto T, *et al.* 1993. Seed dispersal and vegetation development on a debris avalanche on the Ontake volcano, Central Japan. *Journal of Vegetation Science*, **4**: 537-542.
- Siegfried LK, Elizabeth AS, John DB, *et al.* 2013. An ecological genetic delineation of local seed-source provenance for ecological restoration. *Ecology and Evolution*, **3**: 2138-2149.
- Siegfried LK, He TH. 2006. Rapid genetic identification of local provenance seed collection zones for ecological restoration and biodiversity conservation. *Journal for Nature Conserva-*

- tion , **14**: 190–199.
- Thrippleton T , Dolos K , Perry GLW *et al.* 2014. Simulating long-term vegetation dynamics using a forest landscape model: The post-Taupo succession on Mt Hauhungatahi , North Island , New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology* , **38**: 26–38.
- Wang WJ , He HS , Martin AS , *et al.* 2014. A framework for evaluating forest landscape model predictions using empirical data and knowledge. *Environmental Modelling & Software* , **62**: 230–239.
- Xu CG , He HS , Hu YM , *et al.* 2004. Assessing the effect of cell-level uncertainty on a forest landscape model simulation in northeastern China. *Ecological Modelling* , **180**: 57–72.
- Xu CG , He HS , Hu YM , *et al.* 2005. Latin hypercube sampling and geostatistical modeling of spatial uncertainty in a spatially explicit forest landscape model simulation. *Ecological Modelling* , **185**: 255–269.
- Zhang YZ , Liang SL , Sun GQ. 2014. Forest biomass mapping of northeastern China using GLAS and MODIS data. *IEEE Journal of Selected Topics in Applied Earth Observations and Remote Sensing* , **7**: 140–152.
-
- 作者简介 周胜男,女,1989年生,硕士研究生,主要从事景观生态学和生态学模型研究。E-mail: zhoushengnan13@mails.ucas.ac.cn
- 责任编辑 张 敏
-