

[编者按] 中国青年生态学者是一支充满朝气、精诚团结、锐意进取的研究力量,更是一支肩负着历史使命、奋战在科研一线、建设生态文明的中坚力量.为了不断加强我国青年生态学者之间的交流合作,持续助推青年人才崭露头角与增进友谊,中国生态学学会青年工作委员会每两年举办一届“青年生态学工作者学术研讨会”.

2012年11月1-4日,“第七届中国青年生态学工作者学术研讨会”在秋意盎然的六朝古都南京召开.会议以“环境变化、生态系统响应与可持续发展对策”为主题,来自全国64个教学科研单位的134名青年生态学者和研究生积极交流、踊跃研讨,充分展示了中国青年生态学者的创新成果和创新能力.会议共进行了6个大会特邀报告和70多个分组报告,收到学术论文摘要和全文100多篇,内容涉及气候变化与生态响应、景观变化与景观管理、生态系统服务与生态补偿及空间技术应用、生物多样性维持与保育、森林生态与森林经营、城市生态与城市可持续发展、湿地生态修复与管理等,基本反映了当前国际生态学前沿与热点领域的研究状况.此次会议由中国生态学学会青年工作委员会主办,南京大学国际地球系统科学研究所承办,城市与区域生态国家重点实验室、河口海岸学国家重点实验室、上海市城市化生态过程与生态恢复重点实验室共同协办.

为了及时总结此次会议成果,在更大范围内展示中国青年生态学者的科研成绩和创新活力,特精选论文17篇,在此集结出版,以为我们的青春纪念,更为得到学界的关注与指正.

样地数量对气候变化背景下树种分布预测的影响*

梁宇** 贺红士 吴志伟 李晓娜 罗旭

(中国科学院沈阳应用生态研究所森林与土壤生态国家重点实验室,沈阳110016)

摘要 基于不同景观破碎化程度下的中性景观,探讨了气候变化背景下样地数量对景观尺度树种分布预测的影响.采用模型耦合的方法进行树种分布预测,设置了3个样地数量预案与1个参考预案.分别在每一破碎化程度下检验3种样地数量预案的预测结果与参考预案之间的差异.结果表明:样地数量会影响树种分布预测结果,具有不同生活史属性的树种对样地数量的需求不同,对普适性树种进行分布预测需要的样地数量较多;除极度特异种外,景观的破碎化程度也会影响样地数量对树种分布预测的影响;随着模拟时间的增加,样地数量对景观尺度树种分布预测的作用会发生变化,对于一些普适种树种来说,长期模拟需要较多的样地.

关键词 气候变化 环境异质性 树种分布预测 景观破碎化 样地数据

文章编号 1001-9332(2013)05-1183-09 **中图分类号** Q149 **文献标识码** A

Effects of sampling plot number on tree species distribution prediction under climate change.
LIANG Yu, HE Hong-shi, WU Zhi-wei, LI Xiao-na, LUO Xu (State Key Laboratory of Forest and Soil Ecology, Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China). -*Chin. J. Appl. Ecol.*, 2013, 24(5): 1183-1191.

Abstract: Based on the neutral landscapes under different degrees of landscape fragmentation, this paper studied the effects of sampling plot number on the prediction of tree species distribution at landscape scale under climate change. The tree species distribution was predicted by the coupled modeling approach which linked an ecosystem process model with a forest landscape model, and

* 国家重点基础研究发展计划项目(2011CB403206)、国家自然科学基金项目(41071120)和“十二五”国家科技支撑计划项目(2012BAD22B04)资助.

** 通讯作者. E-mail: liangyu@iae.ac.cn
2012-11-30 收稿, 2013-02-22 接受.

three contingent scenarios and one reference scenario of sampling plot numbers were assumed. The differences between the three scenarios and the reference scenario under different degrees of landscape fragmentation were tested. The results indicated that the effects of sampling plot number on the prediction of tree species distribution depended on the tree species life history attributes. For the generalist species, the prediction of their distribution at landscape scale needed more plots. Except for the extreme specialist, landscape fragmentation degree also affected the effects of sampling plot number on the prediction. With the increase of simulation period, the effects of sampling plot number on the prediction of tree species distribution at landscape scale could be changed. For generalist species, more plots are needed for the long term simulation.

Key words: climate change; environmental heterogeneity; tree species distribution prediction; landscape fragmentation; sampling plot data.

大多数景观尺度上森林对气候变化响应的预测是由基于试验或观测样地收集得到的数据外推得到^[1-2]. 解决观测与预测尺度不匹配的问题很大程度上取决于如何设置样地水平的试验以及如何应用样地数据进行可靠的大尺度预测^[3]. 目前, 在应用样地数据进行大尺度森林生态预测方面已有很多研究^[1,4-7]. 其中, 有两种研究方法比较常用. 一种方法是在每种森林类型上设置观测样地, 通过将样地观测变量用于经验公式或建立样地观测变量与环境因子(如气象、土壤、地形等数据)之间的数量关系, 再通过森林类型图或分类的遥感影像, 外推到景观尺度. 如 Jenkins 等^[5]用美国森林调查分析数据在样地水平上估算了森林生物量和净初级生产力, 然后根据森林类型整合了样地水平的估算结果, 从而实现了大尺度预测; Fang 等^[8-9]利用大量的生物量实测数据, 基于生物量换算因子连续函数法研究了中国森林植被碳库及其时空变化. 另一种方法是将样地尺度反应变量与环境因子的数量关系用于生态系统过程模型(参数化和校正), 将景观划分成网格, 用生态系统过程模型在每个网格上预测反应变量, 从而实现大尺度预测. 很多生态系统过程模型都是基于这种网格数据进行初始参数化^[4,10], 如模拟森林生态系统的碳、氮以及水循环过程的 PnET 模型及其改进版本(PnET-II、PnET-BGC 等). Ollinger 等^[11]将 PnET 模型应用于美国东北部地区的区域生产力和水平衡研究, 将 PnET 与 1 km×1 km 的 GIS 数据库和数字地形模型相结合, 预测了年净生态系统生产力、净初级生产力、林木生产力和水分平衡. 上述两类研究方法都需要大量的样地数据, 并假定反应变量与环境因子的数量关系涵盖了景观上所有环境异质性类型. 然而在很多国家或地区, 并没有充足的数据或一些研究资料不易获得, 研究往往只能基于有限的样地数据. 将不尽合理的样地设置(如样地数

量过少)所获得的数据用于景观预测, 容易对环境空间异质性做出不清楚的假设, 从而影响预测能力.

在一个异质的景观中, 样地水平上树种对环境的适应性在空间上是变化的, 其变化程度取决于树种对环境异质性的敏感性^[2]. 一般来说, 对环境异质性敏感的树种比对环境异质性不敏感的树种需要相对较多的样地^[12]. 对不同树种(普适种或特异种)进行景观水平的分布预测可能需要不同的样地数量方案. 另外, 不同的破碎化程度会影响环境的配置异质性, 即影响景观的空间构型(斑块的空间分布, 斑块形状, 大小, 景观对比度, 景观连通性)与空间相关性(各斑块的空间关联程度, 整体或参数的关联程度)^[13]. 那么, 景观的破碎化程度是否影响样地数量对森林景观预测的作用? 越来越多的学者已经开始关注有限数量的样地试验是否能够可靠地预测未来景观变化^[14-16]. Liang 等^[2,17]以长白山自然保护区为研究区探讨了不同环境空间异质性等级下样地数据用于森林景观预测的有效性. 为了得到更有普适性的研究结果, 本文通过中性景观模型探讨气候变化背景下样地数量对景观尺度的 4 个假定树种分布预测的影响, 并进一步分析了对于不同的树种, 这种影响是否不同? 对于破碎化程度不同的景观, 这种影响是否不同? 随着模拟时间变化, 这种影响是否会发生变化? 本研究分别在 3 个景观破碎化程度下模拟了 4 个假设树种在景观水平的分布, 并设置了 3 个样地数量预案及 1 个对照预案, 然后分别比较同一破碎化程度下 3 个样地数量预案的模拟结果与对照预案之间的差异, 旨在提高应用样地数据进行森林景观预测的精确性.

1 研究方法

1.1 树种与环境异质性

本研究假定了 4 个树种: 极度特异种(extreme

specialist, ES)、一般特异种 (moderate specialist, MS)、一般普适种 (moderate generalist, MG) 和极度普适种 (extreme generalist, EG) [18]。根据文献及以往的研究定义了 4 个树种的生活史属性 [19-20] (表 1)。假定这 4 个树种可能组成主要的 6 种初始树种组成: 1) 极度特异种; 2) 极度特异种与极度普适种; 3) 一般特异种与一般普适种; 4) 一般特异种与极度普适种; 5) 一般特异种、一般普适种与极度普适种; 6) 一般普适种与极度普适种。6 种初始树种组成占整个景观的比例分别为 5%、10%、15%、20%、20%、30%; 普适种初始分布面积大于特异种。物种组成图由中性景观模型 QRULE [21] 生成。QRULE 模型由美国橡树岭实验室开发, 通过给定一系列的参数值, 可以产生出类似真实景观的、具有不同图幅大小、不同聚集程度的格局图, 同时还可以保持所生成的每幅图中的各类型面积的相对比例不变。将 QRULE 形成的多维随机图的图幅大小设为 $2^{10} \times 2^{10}$ 像元, 分为 6 类, 采用 8 邻域规则 (8-neighbourhood rules) 生成物种组成图。

海拔和坡向等地形因子控制着环境的空间异质性。海拔对环境空间异质性的影响主要取决于研究区的相对海拔是否足以引起典型植被类型沿海拔带分布。如果研究区的相对海拔不足以引起植被类型随海拔带变化, 那么海拔对环境异质性的影响很小。而坡向通过控制土壤厚度、养分的空间差异, 影响物种的生长情况, 从而控制着相对小尺度上的物种组成。因此, 本研究选择坡向作为影响环境空间异质性的主要因子。用中性景观模型 QRULE 生成坡向图,

表 1 4 个假定树种的主要生活史属性
Table 1 Major life history attributes for 4 hypothetical species

树种 Species	寿命 Longevity (years)	耐阴性 等级 Shade tolerance class	耐火性 等级 Fire tolerance class	有效传播 距离 Effective seeding distance (m)	最大传播 距离 Max seeding distance (m)
极度特异种 Extreme specialist (ES)	200	1	2	80	150
一般特异种 Moderate specialist (MS)	300	4	4	100	100
一般普适种 Moderate generalist (MG)	300	2	1	100	400
极度普适种 Extreme generalist (EG)	150	1	5	200	4000

共 4 个坡向 (东坡、南坡、西坡、北坡), 各坡向的分布概率均为 0.25。坡向图的空间大小为 $2^{10} \times 2^{10}$ 像元。

通过空间叠加坡向图与物种组成图得到土地类型图, 用土地类型图代表研究区的环境异质性。每一个土地类型内部的环境是均质的, 而类型之间的环境是异质的。土地类型图空间大小为 $2^{10} \times 2^{10}$ 像元, 空间自相关指数包括 3 个等级, 分别为 0.1、0.5、0.9。空间自相关指数越低, 景观破碎化程度越高。因此, 研究区包括高、中、低 3 个破碎化等级 (图 1)。

1.2 样地数量预案

为了调查样地数量如何影响景观水平分布预测, 本研究设计了不同数量的一系列样地数量预案。根据森林调查设置样地的方法, 采用网格采样法, 共设置 3 种样地数量预案 (S16, S9, S4)。S16 代表设有 16 个样地的预案, S9 代表设有 9 个样地的预案, S4 代表设有 4 个样地的预案 (图 2)。还设置了 1 个对照预案 (scenario of reference, SR), 即在所有土地类型上都设置样地。

1.3 模型模拟

采用森林系统过程模型 (LINKAGES) [22-23] 与森林景观模型 (LANDIS) 相耦合的方法, 得到树种的分布预测。首先通过 LINKAGES 模拟每一种土地类型上树种对不同气候条件 (现行条件、变暖条件) 的响应。LINKAGES 能够集成每一种土地类型 (样地尺度) 的数据, LINKAGES 的输出可以转化成两套物种建群概率 (species establishment probability, SEP), 包括现行气候条件下和变暖气候条件下的物种建群概率 [19]。物种建群概率用来定量树种对环境的适应性, 物种建群概率值较高表示物种在该土地类型单元上的建群可能性越高 [24]。对于一个指定树种来说, 受环境因子空间异质性的影响, 物种建群概率值也存在空间变化, 但在一个均质的环境 (如一种土地类型内部) 中, 只有一个物种建群概率值。然后将 LINKAGES 与空间直观景观模型 LANDIS 相耦合, LANDIS 以物种建群概率作为输入参数之一, 模拟景观水平的树种分布变化; 反应变量 (树种相对多度) 由 LANDIS 的模拟结果统计得出。

不同样地数量预案的参数设置方法是在样地所代表的土地类型上赋变暖气候条件下的物种建群概率, 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, 而在其他土地类型上赋现行气候条件下的物种建群概率值, 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

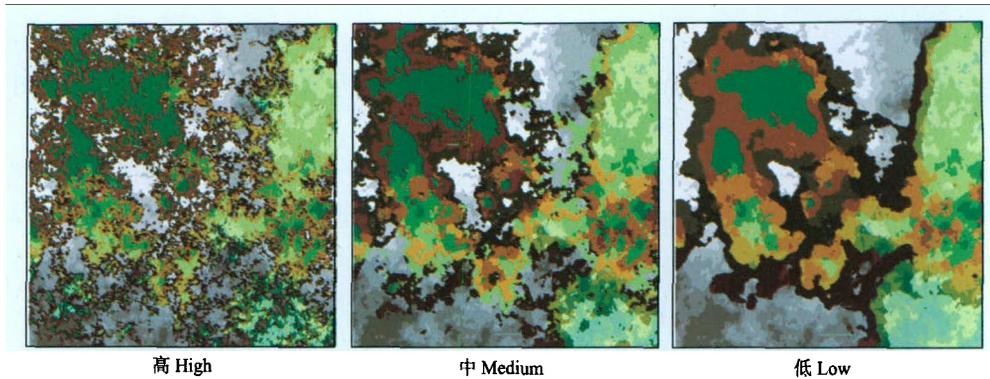


图1 不同破碎化等级的土地类型图

Fig.1 Land type map at different degrees of fragmentation.

图中不同颜色代表不同的土地类型 Different colors represented different land types. 下同 The same below.

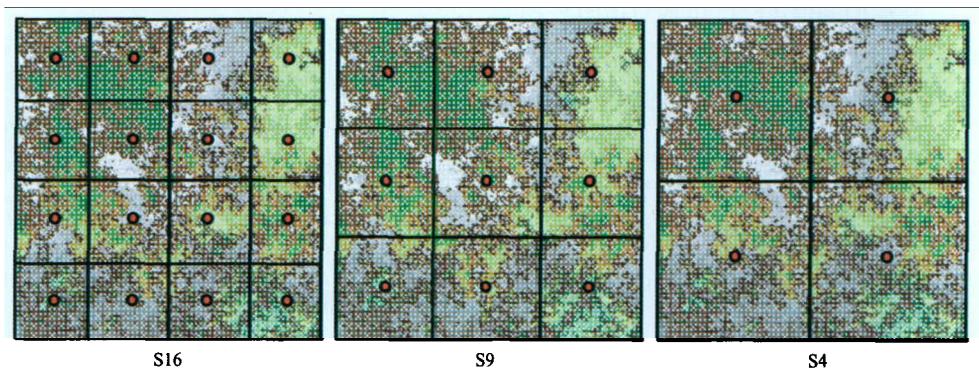


图2 样地数量预案示意图

Fig.2 Sketch of scenarios of plot numbers.

S16: 16个样地的预案 The scenario with 16 plots; S9: 9个样地的预案 The scenario with 9 plots; S4: 4个样地的预案 The scenario with 4 plots. 下同 The same below. 底图为土地类型图 Background map was land type map.

是说,气候变化对森林生态系统的影响只体现在试验样地所代表的土地类型上,试验样地代表范围以外的土地类型上没有气候变化影响的观测数据.参考预案代表在整个研究区上都有树种对气候变化响应的观测.样地数量对树种分布预测是否有影响可以通过比较样地数量预案与参考预案模拟结果之间的差异性得出.

本文利用 LANDIS 6.0 (<http://www.missouri.edu/~landis.htm>) 模拟 4 个假定树种 (ES, MS, MG, EG) 在 3 个样地数量预案下、不同破碎化程度的景观上的树种分布情况.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,重复模拟只改变随机种子数,而不改变预案的输入参数.模拟时间为 100 年,时间步长为 5 年.所有空间数据的大小均为 $2^{10} \times 2^{10}$ 像元,分辨率为 100×100 .除了模拟树种的自演替,还加入了林火作为背景干扰.

1.4 数据处理

应用 LANDIS 6.0 Statistics 统计 LANDIS 的模拟结果,将统计结果(有树种存在的像元数)转化成

树种的像对多度(即用有树种存在的像元数除以研究区的总像元数).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 S16、S9、S4 与 SR 进行方差分析(one-way ANOVA),以检验 3 个样地数量预案与参考预案之间的差异性.首先用 Levene 检验法对数据进行方差齐性检验;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).3 个样地数量预案下的树种分布面积与参考预案下的树种分布面积之间差异显著说明样地数量不足以进行可靠地景观预测.

2 结果与分析

2.1 短期模拟下样地数量对树种分布预测的影响

通过方差分析,得到对于预测的 4 个假定树种 (ES、MS、MG、EG) 不同的样地数量预案 (S16、S9、S4) 与参考预案 (SR) 下树种相对多度之间的差异性,然后进一步分析景观的破碎化程度不同是否改

变这种差异性. 结果表明,在模拟的短期(50 年),对于高、中、低 3 种破碎化程度的景观,极度特异种的 3 个样地数量预案均与参考预案之间无显著差异. 对于一般特异种,在高和低破碎化程度的景观上,3 个样地数量预案与参考预案之间差异不显著,而在中等破碎化程度的景观上,S4、S9 样地数量预案与参考预案(树种相对多度为 20.3%)之间差异显著 ($P < 0.05$),S16 与参考预案之间差异不显著. 对于一般普适种,在高和中等破碎化程度的景观上,3 个样地数量预案与参考预案(树种相对多度分别为

67.2% 和 67.0%)之间差异显著 ($P < 0.05$);在低破碎化程度的景观上,S4 与参考预案(树种相对多度为 66.8%)之间差异显著 ($P < 0.05$),S9、S16 样地数量预案与参考预案之间差异不显著. 对于极度普适种,在高和低破碎化程度的景观上,3 个样地数量预案与参考预案(树种相对多度分别为 81.0% 和 81.2%)之间差异显著 ($P < 0.05$);在中等破碎化程度的景观上,S4、S9 样地数量预案与参考预案(树种相对多度为 80.9%)之间差异显著 ($P < 0.05$),S16 与参考预案之间差异不显著(图 3).

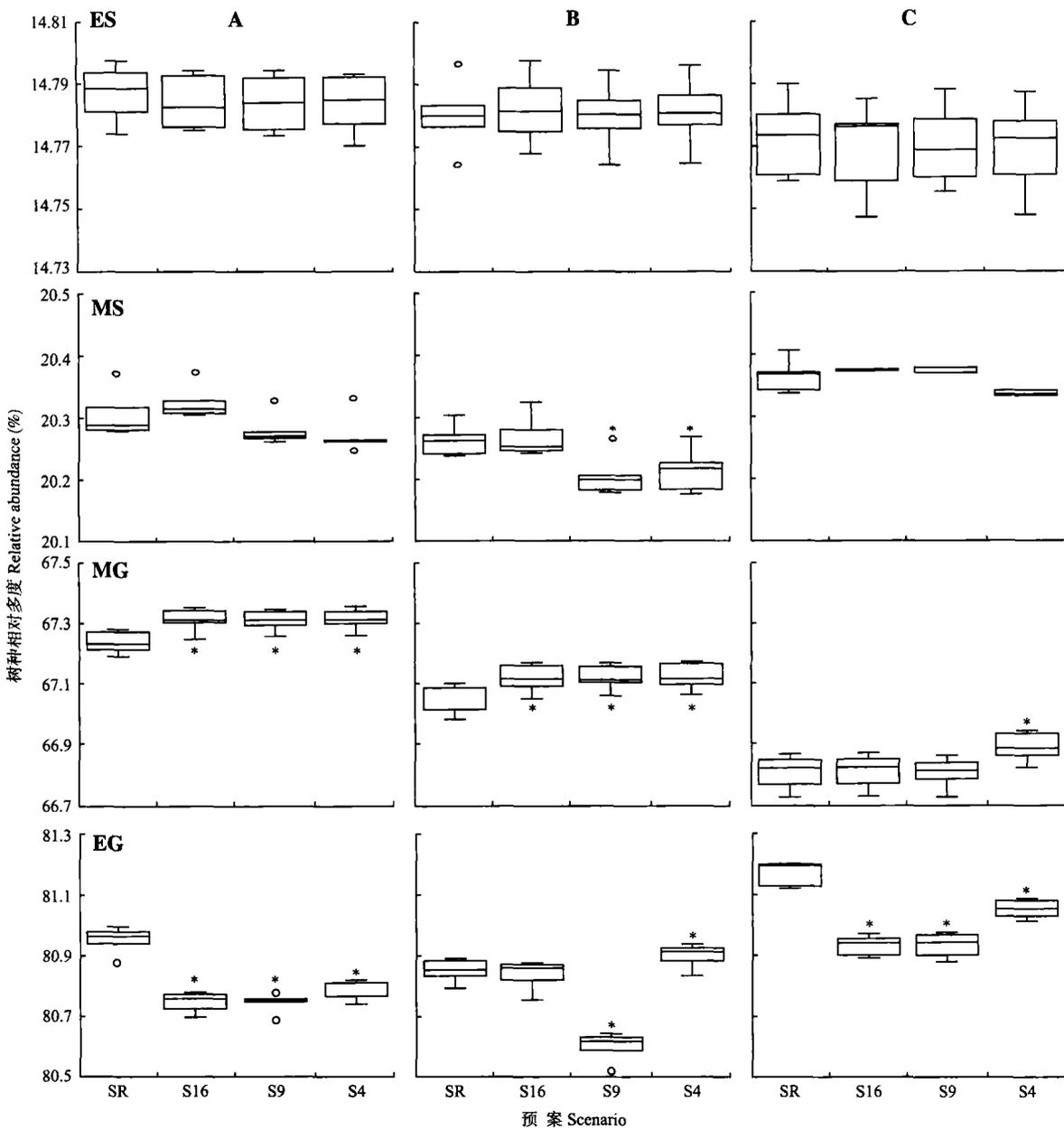


图 3 在模拟的短期(50 年)样地数量预案(S16,S9,S4)与参考预案(SR)预测的 4 个假定树种相对多度之间的差异性

Fig. 3 Differences in relative abundances for four species between different plot numbers scenarios (S16, S9, and S4) and the reference scenario (SR) in the short term (50 years).

ES: 极度特异种 Extreme specialist; MS: 一般特异种 Moderate specialist; MG: 一般普适种 Moderate generalist; EG: 极度普适种 Extreme generalist. * $P < 0.05$. A: 高破碎化 High fragmentation; B: 中等破碎化 Medium fragmentation; C: 低破碎化 Low fragmentation. 下同 The same below.

2.2 中、长期模拟下样地数量对树种分布预测的影响

在模拟的中、长期(100、200年),对于极度特异种和一般普适种,3个破碎化等级景观上不同样地数量预案与参考预案下树种相对多度之间的差异性与短期模拟的结果相似,但对于一般特异种和极度普适种在不同模拟时间的结果不同.对于一般特异种,在模拟的中期,在高破碎化程度的景观上,3个样地数量预案与参考预案(树种相对多度为21.1%)之间差异均显著($P < 0.05$),而在中等破碎化程度的景观上,S4、S9样地数量预案与参考预案

(树种相对多度为21.1%)之间差异显著($P < 0.05$),在低破碎化程度的景观上,只有S4与参考预案(树种相对多度为21.2%)之间差异显著($P < 0.05$).在模拟的长期,在高和中破碎化程度的景观上,结果与中期模拟的结果相同,只在低破碎化程度的景观上,长期模拟的结果与中期模拟的结果不同,S4、S9样地数量预案与参考预案之间差异显著($P < 0.05$).对于极度普适种,在不同破碎化程度的景观上,模拟的中期与长期,3个样地数量预案与参考预案(树种相对多度分别为82.6%、82.4%、83.1%)之间的差异均显著($P < 0.05$)(图4).由于中期和

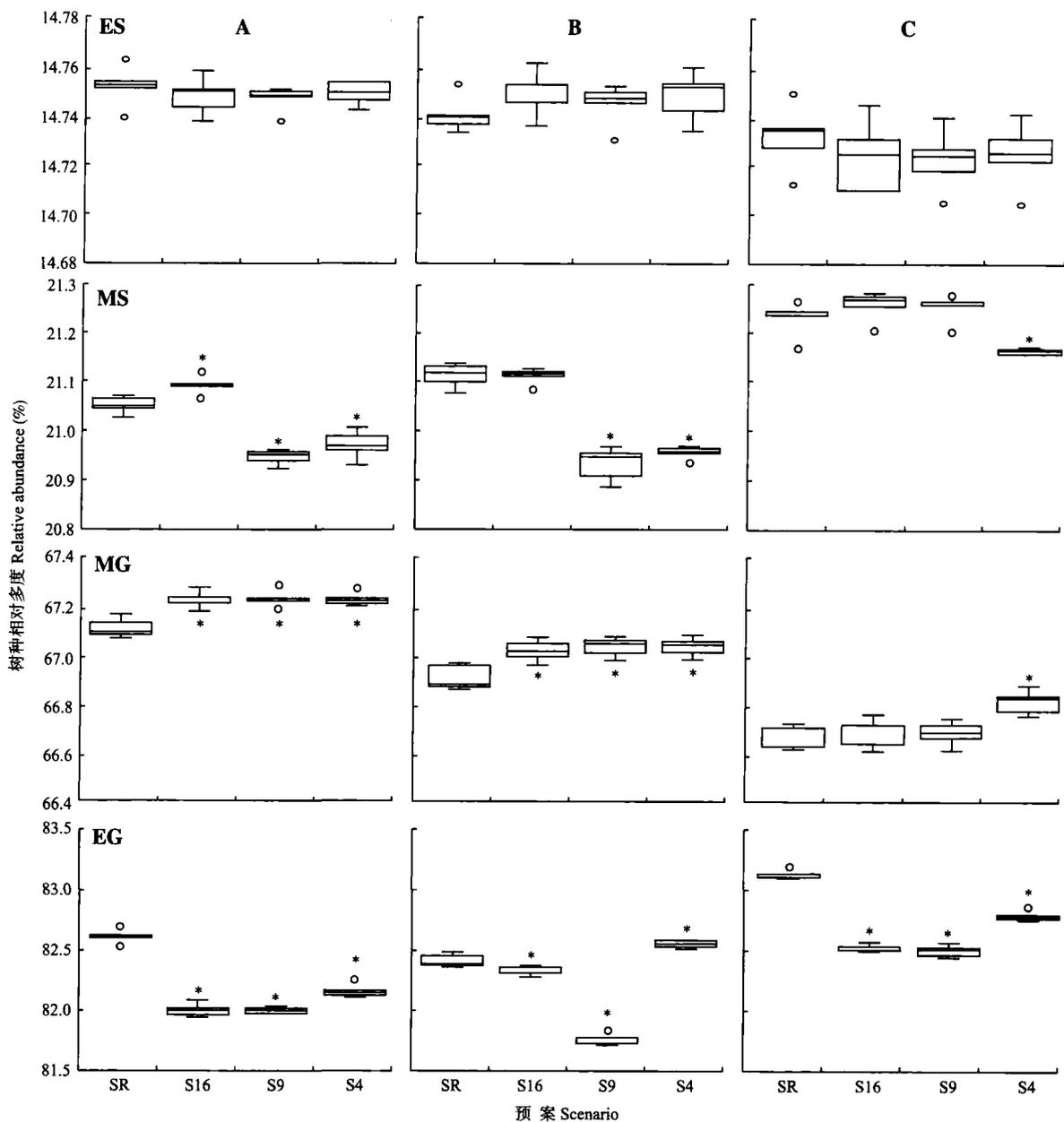


图4 在模拟的中期(100年)样地数量预案(S16,S9,S4)与参考预案(SR)预测的4个假定树种相对多度之间的差异性

Fig.4 Differences in relative abundances for four species between different plot numbers scenarios (S16, S9, and S4) and the reference scenario (SR) in the medium term (100 years).

长期模拟得到的样地数量预案与参考预案之间的差异性基本相同,只有在低破碎化程度的景观上预测一般特异种分布时略有不同,因此本文只展示中期模拟的结果图。

3 讨 论

在采样理论中,样本大小和样地设置是非常重要的问题。如在遥感图像分类中,已经有很成熟的标准和规则来确定用于评价分类精度地面控制点的实际数量^[25-26]。一般来说,某一类型需要的样地数量取决于这一类型的相对重要性或这一类型内部的变异程度。也就是说,比较重要的类型或分类精度较高的类型需要较多的样地;内部变异较大的类型需要较多的样地,而内部变异较小的类型所需要样地数量也相对较少^[27]。但是,在生态学研究,建立大量样地是不现实的。用于生态预测的长期观测样地需要大量人力、物力、财力的支持^[1],其成本远高于遥感精度评价样地(地面控制点)。因此,在生态学研究中,需要更加有效的采样理论指导试验样地的设置,以实现预测能力与可操作性之间的平衡。

本文探讨了样地数量对景观尺度树种分布预测的影响。大部分研究结果符合传统采样理论,部分结果是生态研究所特有的。本研究结果表明,随着样地数量的增加,预测的树种分布面积发生变化,说明样地数量对树种分布预测有影响。具有不同生活史属性的树种对样地数量的需求不同。对于极度特异种,不同的样地数量预案均与参考预案之间无显著差异,说明样地数量对分布面积预测的影响较小,对于这类树种进行景观尺度分布预测需要相对较少的样地。也就是说,这些树种对环境的适应性在空间上有较弱的变异性,因此,在一些土地类型上建立样地就可以覆盖树种对环境适应性的所有变异。对于一般特异种和普适种,随着样地数量增加,样地数量与参考预案之间的差异性会发生变化,说明样地数量对分布面积预测的影响较大。由于普适性树种对于大多数土地类型都有较强的适应性,分布较广,对其进行分布预测需要的样地数量比对特异种进行分布预测需要的样地多,一般来说,需要在大多数或所有土地类型上建立样地才能全面地获取树种对环境的适应性。

景观的破碎化程度影响环境因子的空间配置,即斑块的形状、相邻斑块间的对比度、同类型斑块间

的连接度等方面^[28]。破碎化程度越高,异质等级越高。对于不同破碎化程度的景观,极度特异种的不同样地数量预案与参考预案之间均无显著差异,这说明对于这类树种,样地数量对景观尺度下树种分布预测的影响较小,并且在不同破碎化程度的景观上这种影响均较小。而对于一般特异种和普适种来说,在不同破碎化程度的景观上,样地数量对树种分布预测的影响不同。如对于一般普适种,在高和中等破碎化程度的景观上,3个样地数量预案与参考预案之间差异显著,而在低破碎化程度的景观上,只有4个样地的预案与参考预案之间差异显著。说明对于一般普适种,景观破碎化程度越高,进行分布面积预测需要的样地数量越多。另一方面,景观的破碎化程度对预测的树种分布面积也有影响。随着景观破碎化程度的增加,预测的一般特异种与极度普适种的分布面积逐渐减少,而一般普适种与极度特异种的分布面积逐渐增加。这与树种的种子传播距离和竞争能力有关。破碎化程度通过影响相邻斑块间的对比度、同类型斑块间的连接度等环境因子的空间配置,从而影响种子的传播与种间的竞争关系。本研究的参数是以温带森林的树种为参考,因此,研究结果适用于暖温带针阔混交林和寒温带针叶林,但对于热带、亚热带森林,由于其树种较多,本研究结果的适用性尚需进一步探讨。

随着模拟时间的增加,对于一些树种来说,样地数量对景观尺度的树种分布预测的作用会发生变化。如一般特异种,在模拟的短期,在高破碎化程度的景观上,3个样地数量预案与参考预案之间差异不显著,说明较少样地的预测结果与参考预案的预测结果接近;而在模拟的中、长期,在高破碎化程度的景观上,不同样地数量预案与参考预案之间差异均显著,说明需要较多的样地,其预测结果才能与参考预案的预测结果接近。这是由于树种的生理生化过程、建群以及传播会随着气候变化而变化^[22,29-30],可能出现景观补偿现象(landscape complementation)^[31],即在树种的不同阶段需要的环境资源可能会发生变化,因此对环境异质性的敏感性会发生变化。对于这种情况,长期模拟需要相对较多的样地。

4 结 论

本文探讨了样地数量对景观尺度树种分布预测

的影响. 大部分研究结果符合传统采样理论, 部分结果是生态学研究特有的. 本研究结果表明, 样地数量的多少会影响树种分布预测结果, 具有不同生活史属性的树种对样地数量的需求不同, 对普适性树种进行分布预测所需要的样地数量较多, 如对于极度普适种, 要进行景观尺度分布预测需要在所有土地类型上设置样地; 除极度特异种外, 景观的破碎化程度也会影响样地数量对树种分布预测的作用; 随着模拟时间的增加, 样地数量对景观尺度树种分布预测的作用会发生变化, 对于一些普适种树种来说, 长期模拟需要较多的样地.

参考文献

- [1] Jansen M, Bredemeier M. Interdisciplinary forest ecosystem experiments at Solling, Germany: From plot scale to landscape level integration. *Forest, Snow and Landscape Research*, 2004, **78**: 33-52
- [2] 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
- [3] Miller JR, Turner MG, Smithwick EAH, *et al.* Spatial extrapolation: The science of predicting ecological patterns and processes. *Bioscience*, 2004, **54**: 310-320
- [4] Aber JD, Ollinger SV, Driscoll CT, *et al.* Inorganic N losses from a forested ecosystem in response to physical, chemical, biotic and climatic perturbations. *Ecosystems*, 2002, **5**: 648-658
- [5] Jenkins JC, Birdsey RA, Pan Y. Biomass and NPP estimation for the mid-atlantic region (USA) using plot-level forest inventory data. *Ecological Applications*, 2001, **11**: 1174-1193
- [6] Wiedermann MM, Gunnarsson U, Nilsson MB, *et al.* Can small-scale experiments predict ecosystem responses? An example from peatlands. *Oikos*, 2009, **118**: 449-456
- [7] Speed JDM, Woodin SJ, Tømmervik H, *et al.* Extrapolating herbivore-induced carbon loss across an arctic landscape. *Polar Biology*, 2010, **33**: 789-797
- [8] Fang JY, Chen AP, Peng CH, *et al.* Changes in forest biomass carbon storage in China between 1949 and 1998. *Science*, 2001, **292**: 2320-2322
- [9] Fang JY, Wang GG, Liu GH, *et al.* Forest biomass of China: An estimation based on the biomass-volume relationship. *Ecological Applications*, 1998, **8**: 1084-1091
- [10] Rastetter EB, Aber JD, Peters DPC, *et al.* Using mechanistic models to scale ecological processes across space and time. *Bioscience*, 2003, **53**: 68-76
- [11] Ollinger SV, Aber JA, Federer CA. Estimating regional forest productivity and water yield using an ecosystem model linked to a GIS. *Landscape Ecology*, 1998, **13**: 323-334
- [12] Peigné J, Vian JF, Cannavacciuolo M, *et al.* Soil sampling based on field spatial variability of soil microbial indicators. *European Journal of Soil Biology*, 2009, **45**: 488-495
- [13] Gross KL, Pregitzer KS, Burton AJ. Spatial variation in nitrogen availability in three succession plant communities. *Ecology*, 1995, **83**: 357-367
- [14] Melbourne BA, Chesson P. Scaling up population dynamics: Integrating theory and data. *Oecologia*, 2005, **145**: 179-187
- [15] Schmitz OJ. Scaling from plot experiments to landscapes: Studying grasshoppers to inform forest ecosystem management. *Oecologia*, 2005, **145**: 225-234
- [16] 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
- [17] Liang Y, He HS, Yang J, *et al.* Coupling ecosystem and landscape models to study the effects of plot number and location on prediction of forest landscape change. *Landscape Ecology*, 2012, **27**: 1031-1044
- [18] Tischendorf L. Can landscape indices predict ecological processes consistently? *Landscape Ecology*, 2001, **16**: 235-254
- [19] 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
- [20] Liang Y, He HS, Lewis BL. Responses of tree species to climate warming at different spatial scales. *Chinese Geographical Science*, 2011, **21**: 427-436
- [21] Gardner RH, Urban DL. Neutral models for testing landscape hypotheses. *Landscape Ecology*, 2007, **22**: 15-29
- [22] Pastor J, Post WM. Development of a Linked Forest Productivity-Soil Process Model. Oak Ridge, TN: Oak Ridge National Laboratory, 1985
- [23] Post WM, Pastor J. Linkages: An individual-based forest ecosystem model. *Climatic Change*, 1996, **34**: 253-261
- [24] 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, UK: Cambridge University Press, 1999: 125-162
- [25] Stehman SV, Wickham JD, Smith JH, *et al.* Thematic accuracy of the 1992 National Land-Cover Data for the eastern United States: Statistical methodology and regional results. *Remote Sensing of Environment*, 2003, **86**: 500-516
- [26] Wickham JD, Stehman SV, Fry JA, *et al.* Thematic accuracy of the NLCD 2001 land cover for the conterminous United States. *Remote Sensing of Environment*, 2010, **114**: 1286-1296
- [27] Congalton RG. A review of assessing the accuracy of classifications of remotely sensed data. *Remote Sensing of Environment*, 1991, **37**: 35-46
- [28] Li HB, Reynolds JF. On definition and quantification of heterogeneity. *Oikos*, 1995, **73**: 280-284
- [29] Prentice IC, Cramer W, Harrison SP, *et al.* A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate. *Journal of Biogeography*, 1992, **19**: 117-134
- [30] Thomas CD, Cameron A, Green RE, *et al.* Extinction risk from climate change. *Nature*, 2004, **427**: 145-148
- [31] Dunning JB, Danielson BJ, Pulliam HR. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos*, 1992, **65**: 169-175

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

责任编辑 杨弘

封面说明

图片由云南大学亚洲国际河流中心钟金鑫 2012 年 12 月 21 日摄于云南香格里拉纳帕海湿地区. 纳帕海湿地于 2004 年被列入国际重要湿地名录,藏语称为“纳帕措”,汉语意为“森林背后的湖”,与依拉草原连为一体. 纳帕海是高原季节性湖沼,湿地内景观有着显著的年际和季节变化、空间分异特征较为明显,每年的雨季过后,地上水位下渗后形成的天然湿地不仅仅是全云南最大的湿地,也为黑颈鹤、斑头雁、白鹤、黄鸭等多种稀有候鸟迁徙至此提供了良好的栖息地. 诸多生态学者已针对纳帕海的生物多样性、土壤退化、景观动态格局与过程等开展了广泛而深入的研究.