



基于广义混合效应模型的云冷杉林天然更新计数方法研究

李春明 付卓

The Natural Regeneration Count Model of Spruce-fir Mixed Stand Based on Generalized Mixed Effect Models

Li Chunming, Fu Zhuo

引用本文:

李春明, 付卓. 基于广义混合效应模型的云冷杉林天然更新计数方法研究[J]. 西南林业大学学报, 2020, 40(5):108–114. doi: 10.11929/j.swfu.202002026

Li Chunming, Fu Zhuo. The Natural Regeneration Count Model of Spruce-fir Mixed Stand Based on Generalized Mixed Effect Models[J]. Journal of Southwest Forestry University(Natural Science), 2020, 40(5):108–114. doi: 10.11929/j.swfu.202002026

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11929/j.swfu.202002026>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

香格里拉市云冷杉林蓄积量遥感估测非参数模型研究

Nonparametric Model for Remote Sensing Estimating the Volume of Spruce-Fir Forest in Shangri-La
西南林业大学学报. 2019, 39(1): 146 <https://doi.org/10.11929/j.swfu.201811019>

林分生长率非线性混合模型的构建

Construction of Nonlinear Mixed Model of Stand Growth Rate
西南林业大学学报. 2017, 34(1): 149 <https://doi.org/10.11929/j.issn.2095-1914.2017.01.024>

基于混合效应模型的曲靖市云南松林地上生物量遥感估测

Remote Sensing Estimation on Aboveground Biomass for *Pinus yunnanensis* Forests in Qujing City Using Mixed Effect Models
西南林业大学学报. 2020, 40(1): 104 <https://doi.org/10.11929/j.swfu.201907044>

思茅松天然林单木木材碳密度变化规律及预估模型研究

Variation on Single Wood Carbon Density of *Pinus kesiya* var. *langbianensis* and its Estimation Models
西南林业大学学报. 2017, 37(5): 165 <https://doi.org/10.11929/j.issn.2095-1914.2017.05.025>

基于偏最小二乘回归的高山松生物量遥感模型空间尺度效应分析

The Spatial Scale Effecton Analysis on Remote Sensing Estimation Model of *Pinus densata* Above-biomass Based on Partial Least Squares Regression
西南林业大学学报. 2020, 40(4): 87 <https://doi.org/10.11929/j.swfu.201910021>

大兴安岭兴安落叶松天然林单木生长规律与模型研究

Study on the Growth and Models of Single Tree of *Larix gmelinii* Natural Forest in Daxing'an Mountains
西南林业大学学报. 2020, 40(2): 111 <https://doi.org/10.11929/j.swfu.201907021>

DOI: 10.11929/j.swfu.202002026

引文格式: 李春明, 付卓. 基于广义混合效应模型的云冷杉林天然更新计数方法研究 [J]. 西南林业大学学报 (自然科学), 2020, 40(5): 108–114.

基于广义混合效应模型的云冷杉林天然更新计数方法研究

李春明¹ 付卓²

(1. 中国林业科学研究院资源信息研究所, 北京 100091; 2. 生态环境部卫星环境应用中心, 北京 100094)

摘要: 天然更新是森林恢复较好的办法, 对未来林分结构和生物多样性具有深远的影响。更新模型能够模拟天然更新的现实和未来状况, 为森林经营者提供准确的森林计划。以吉林省汪清林业局 2013 年设置的 12 块云冷杉针阔混交林为例, 选择泊松和负二项分布形式, 考虑样地间的随机效应, 构建基于林分因子的云冷杉针阔混交林天然更新模型。结果表明: 各个树种对林分因子的反应不一, 白桦更新株数与林分每公顷株数和平均直径均呈负相关; 红松和水曲柳更新株数不受各个林分因子的影响, 更新株数是随机的; 冷杉更新株数与林分每公顷断面积呈负相关; 色木槭和云杉更新株数均与林分平均直径呈负相关。在考虑样地的随机截距效应后, 模型的模拟效果显著提高。在构建天然更新模型时, 林分密度是十分重要的因子, 如果要人工促进天然更新, 就要科学合理的采取经营措施, 以确保合理的林分密度。另外样地间的差异是不容忽略的因素, 需要利用混合效应模型方法来降低预测误差。

关键词: 天然更新; 云杉; 冷杉; 广义线性混合效应模型; 泊松分布

中图分类号: S758

文献标志码: A

文章编号: 2095-1914(2020)05-0108-07

The Natural Regeneration Count Model of Spruce-fir Mixed Stand Based on Generalized Mixed Effect Models

Li Chunming¹, Fu Zhuo²

(1. Research Institute of Forest Resource Information Techniques, CAF, Beijing 100091, China;

2. Ministry of Ecology and Environment Center for Satellite Application on Ecology and Environment, Beijing 100094, China)

Abstract: As the best method of forest restoration, natural regeneration has a profound impact on the structure and biodiversity of future forest. The model of natural regeneration can simulate reality and future situation of natural regeneration and provide accurate forest plan for forest managers. The 12 spruce-fir coniferous-broad-leaved mixed forest plots in Wangqing Forestry Bureau of Jilin Province were selected an example, the natural regeneration model was constructed. The Poisson and negative binomial distribution were selected, and the plot's random effect was taken into account. The findings indicated that different stand factors lead to differences in various tree species. The regeneration number of *Betula platyphylla* was negatively correlated with stand basal area per hectare and stand mean square diameter; the regeneration number of *Pinus koraiensis* and *Fraxinus manschurica* were not affected by stand factor, and the regeneration number was stochastic; the regeneration number of *Abies nephrolepis* was negatively correlated with stand basal area per hectare; the regeneration number of *Acer mono* and *Picea jezoensis* var. *micrisperma* were negatively correlated with stand mean square diameter. After considering the plot's random intercept effect, the simulation effect of the model is significantly improved.

收稿日期: 2020-02-20; 修回日期: 2020-03-09

基金项目: 国家重点研发计划课题 (2017YFC0504101) 资助; 国家自然科学基金面上项目 (31870624) 资助。

第 1 作者: 李春明 (1975—), 男, 博士。研究方向: 森林生长模拟方法研究。Email: lichunm@ifrit.ac.cn。

In construction of natural regeneration model, stand density is a very important factor. If we want to artificially promote natural regeneration, we should take scientific and reasonable management measures to ensure reasonable stand density. In addition, the difference among plots can't be ignored, so it is necessary to use the mixed effect models method to reduce the prediction error.

Key words: natural regeneration; *Picea jezoensis* var. *micrisperma*; *Abies nephrolepis*; generalized linear mixed effect model; Poisson distribution

森林天然更新, 是利用林木自身繁殖和恢复能力在林地或迹地上形成新一代幼林的过程, 是森林生态系统动态中资源再生产的一个自然过程^[1]。天然更新在时空上不断延续、发展或发生演替, 对未来森林林分结构及生物多样性具有深远的影响, 是种群得以增殖、扩散、延续和稳定的一个重要生态过程^[2-3], 每一个过程都受各种外界因子及其相互作用影响^[4-6]。在生产实践中, 为了使经营效率最大化, 经营者需要确定天然更新幼苗数量是否满足需要。天然更新模型可提供准确的森林计划, 能够模拟天然更新的现实状况和预测未来的恢复^[7]。研究和确定天然更新主要影响因子, 构建天然更新模型, 并进行模拟和预测, 对于科学指导森林经营并提高天然更新质量十分必要^[8]。

林分因子对森林天然更新具有重要的影响。林分结构和密度的变化可造成林内光照、温度、水分和林冠等因子的变化, 从而影响天然更新^[5,9-10]。灌草植被的地上竞争和地下竞争, 改变了林下光照、温度、土壤湿度, 还间接影响种子捕食者的行为, 从而对更新的建立和生存产生影响^[5,11]。林地凋落物具有遮光、保温、保湿和机械阻隔等作用, 对种子萌发、幼苗建立和生长有双重影响^[12]。

天然更新幼苗幼树株数是典型的计数数据, 是离散型数据, 因此泊松分布和负二项分布被广泛应用到天然更新计数模型中^[13], 一些学者已经利用泊松分布和负二项分布模型模拟天然更新株数^[14-16]。另外, 天然更新数据大多基于不同林分及不同样地的野外调查, 不同林分之间、同一林分不同样地之间的更新存在着差异。在模拟天然更新株数时, 如果没有考虑这些差异, 只反映总体的平均变化, 没有反映个体间的差异, 就会产生很大的误差。因此, 在构建天然更新计数模型时, 必须考虑随机效应, 而混合效应模型方法是解决此问题的唯一出路。与以往不同的是, 计数数据是离散随机变量, 不服从正态分布, 不能用传统的混合效应模型来模拟。只能用广义线性混

合效应模型来拟合。例如, 基于广义线性混合效应模型方法采用泊松分布来构建天然更新计数模型^[17-18], 采用负二项分布来构建天然更新计数模型^[19]。国内基于广义线性混合效应模型方法构建天然更新计数模型的研究还未见于文献。

本研究以吉林省汪清林业局 12 块云冷杉针阔混交林样地数据为研究对象, 采用逐步回归方法, 分析林分因子与天然更新幼苗幼树株数之间的关系, 研究确定影响天然更新的主要林分因子, 把确定的影响因子作为协变量加入到更新模型中去, 最后构建基于广义线性混合效应模型方法的天然更新幼苗幼树计数模型。

1 研究区概况

本研究区位于吉林省汪清林业局金沟岭林场境内 (43°17' ~ 43°25' N, 130°05' ~ 130°20' E)。林场属于长白山老爷岭支脉, 地貌为低山丘陵。该区属温带季风性气候, 年降水量达 600 ~ 700 mm。在 2013 年设立了 12 块云冷杉针阔混交林大样地 (100 m×100 m)。在设立的云冷杉针阔混交林中, 以云杉 (*Picea jezoensis* var. *micrisperma*)、冷杉 (*Abies nephrolepis*) 为主要优势树种, 其他主要树种包括红松 (*Pinus koraiensis*)、白桦 (*Betula platyphylla*)、水曲柳 (*Fraxinus mandshurica*)、椴树 (*Tilia tuan*) 和色木槭 (*Acer mono*) 等。

2 研究方法

2.1 样地调查

为了研究天然更新情况, 在 2018 年选择了 4 块大样地进行更新的测量, 其中每个样地除去 20 m 的边缘效应后, 选择了中间的 36 个 10 m×10 m 的小样方作为更新调查的对象。生态学上, 幼树定义为树高大于 30 cm 且胸径小于 5 cm 的乔木树种, 幼苗定义为树高小于等于 30 cm 的乔木树种。与以往标准不同, 针对本研究调查的需要, 幼苗定义为当年生幼苗 (高度 < 10 cm), 幼树定

义为高度>10 cm 并且胸径<1 cm 的树木。调查的主要内容包括更新幼苗和幼树的树种名称、坐标、树木高度、地径等内容。外业调查完毕后,由于在 1 hm² 样地内林分因子差别巨大,在内业过程中,根据母树种子的传播距离和以往学者的经验^[20],按照 20 m×20 m 划成一个小样地对样地

重新进行了划分,总共 36 个小样地。统计了各个小样地内幼苗幼树的更新株数。对林分因子也分小样地计算了林分公顷株数、林分公顷断面积、林分平均直径等因子。样地因子统计见表 1,样地更新统计见表 2。

表 1 云冷杉针阔混交林样地林分因子统计表
Table 1 The statistics of spruce-fir mixed stand factors

样地号	平均胸径/cm	平均高/m	公顷株数/ (株·hm ⁻²)	公顷断面积/ (m ² ·hm ⁻²)	蓄积量/ (m ³ ·hm ⁻²)	树种组成
YLK-5	15.6	13.5	1 328	25.21	190.3	1云1冷1红1榧1落1枫1杨1色1榆1杂
YLK-6	15.6	11.6	1 422	27.00	209.5	1冷1云1红1落1枫1榧1杨1色1木1白
YLK-9	15.7	11.3	1 436	27.91	221.8	2冷2落1红1榧1枫1云1杨1色
YLK-11	16.4	13.2	1 301	27.62	218.1	2落2云1冷1红1白1枫1杨1云

注:树种组成中,冷为冷杉,落为落叶松 (*Larix gmelinii*),云为云杉,榧为榧树,枫为枫桦 (*Betula costata*),白为白桦,杂为杂木,红为红松,杨为杨树 (*Populus sp.*),水为水曲柳,色为五角枫 (*Acer pictum subsp. mono*),榆为裂叶榆 (*Ulmus laciniata*)。

表 2 云冷杉针阔混交林样地更新统计表
Table 2 The statistics of natural regeneration of spruce-fir mixed stand

统计项目	林分公顷株数/ (株·hm ⁻²)	林分公顷断面积/ (m ² ·hm ⁻²)	林分平均 直径/cm	每公顷更新株数/(株·hm ⁻²)						
				总体	白桦	红松	冷杉	色木槭	水曲柳	云杉
最大值	2 375	41.56	20.8	5 525	1 025	300	1 450	1 325	1 950	900
最小值	625	16.25	11.0	425	0	0	25	25	0	0
平均值	1 330±449	25.61±6.49	16.1±2.9	1 815±1 187	143±238	75±80	548±435	355±288	406±488	165±190

2.2 林分因子

林分因子中林分密度对天然更新具有重要的影响,其主要指标包括林分公顷断面积、林分公顷株数以及林分平均直径。通常情况下会选择一个或其中几个的影响。除了林分密度和平均胸径外,母树的数量,以及树种组成和竞争对更新也具有重要的影响。在构建天然更新计数模型时,把这些具有显著影响的因子作为协变量加入到模型中去。

2.3 模型选择

2.3.1 泊松分布模型

标准的泊松概率密度函数^[21]为:

$$f_p(y) = \frac{\lambda^y e^{-\lambda}}{y!} \quad (1)$$

式中: y 指的是天然更新数量的随机变量, λ 指的是 y 的数学期望和方差。

2.3.2 负二项分布模型

当数据表现出过度零散时,泊松分布就不能够很好的适应,因为泊松分布需要严格的均值和方差相等。负二项分布包含一个可加参数来解释过度离散。具体形式见式(2):

$$f_{NB}(y) = \frac{\Gamma\left(y + \frac{1}{k}\right)}{\Gamma\left(\frac{1}{k}\right)y!} \left(\frac{1}{\mu k + 1}\right)^{1/k} \left(\frac{\mu k}{\mu k + 1}\right)^y \quad (2)$$

式中: y 指的是天然更新数量的随机变量, k 和 μ 是待估参数。负二项分布的方差是 $\text{Var}(y) = \mu + k\mu^2$ 。当 k 趋于 0 时,负二项分布就变成了泊松分布。

2.3.3 广义线性混合效应模型

线性混合效应模型主要是在线性模型的基础上加入混合效应,是对以往线性模型的推广^[22]。目前此方法已经被广泛的应用到各个研究领域^[23]。而广义线性混合效应模型 (GLMM) 是在广义线性模型的基础上考虑随机效应,是对广义线性模型的推广^[23]。天然更新计数数据是离散随机变量,不服从正态分布,适合利用广义线性混合效应模型来处理。在广义线性混合效应模型中,主要包括三部分: 1) 因变量 y 的分布; 2) 连接函数; 3) 系统的线性预测^[21]。

标准泊松分布模型的线性预测和连接函数如下:

$$\ln \lambda = X\beta = \beta_0 + \beta_1 x_1 + \beta_2 x_2 + \dots + \beta_n x_n \quad (3)$$

标准负二项分布模型线性预测和连接函数如下：

$$\ln \mu = X\beta = \beta_0 + \beta_1 x_1 + \beta_2 x_2 + \dots + \beta_n x_n \quad (4)$$

式中： x_i 是影响因子， β_i 是待估参数。

式（3）和式（4）在模拟过程中，需要考虑样地的随机效应。本研究在连接函数上考虑了服从均值为 0 的正态分布的随机截距和随机系数效应。

2.4 模型评价和验证

采用 AIC 信息准则（AIC）、BIC 信息准则（BIC）和-2 倍对数似然值（-2logL）这 3 个指标来比较不同模型间的模拟效果^[24]。3 个值越小，表明模拟效果越好。对于 2 个模型间模拟效果差异显著性，采用似然比卡方检验（LRT）来评价（ $\alpha=0.05$ ）。

选择确定系数（ R^2 ）、均方根误差（RMSE）和平均绝对残差（ $|\bar{E}|$ ）3 个模型精度评价指标对模拟效果进行效果验证^[25]。

$$R^2 = 1 - \frac{\sum_{i=1}^m (\text{est} - \text{mea})^2}{\sum_{i=1}^m (\text{mea} - \overline{\text{mea}})^2} \quad (5)$$

$$\text{RMSE} = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^m (\text{est} - \text{mea})^2}{m - 1}} \quad (6)$$

$$|\bar{E}| = \sum_{i=1}^m |\text{est} - \text{mea}| / m \quad (7)$$

式中：est 为估计值，mea 为观测值， $\overline{\text{mea}}$ 为观测平均值， m 为样地数量。

由于考虑了样地的随机效应，则首先要计算出样地的随机效应参数值。随机效应参数计算方法可参考 Vonesh 等^[26] 的研究，具体的计算公式见式（8）。

$$\hat{b}_i = \hat{D}\hat{Z}_i^T(\hat{R}_i + \hat{Z}_i\hat{D}\hat{Z}_i^T)^{-1}\varepsilon_i \quad (8)$$

式中： b_i 是带有方差协方差矩阵的随机效应向量， \hat{D} 为样地间随机效应方差协方差矩阵， \hat{R}_i 为样地*i*的误差效应方差协方差矩阵， ε_i 为样地*i*残差向量。 \hat{Z}_i 为样地*i*设计矩阵。

2.5 因子筛选

本研究选择的具体林分因子变量包括林分公顷株数、林分公顷断面积、林分平均直径、母树公顷株数及母树公顷断面积等因子。利用方差膨胀因子（VIF<10）和对森林天然更新有显著影响的林分因子（ $\alpha=0.05$ ）来筛选因子，最后作为协变量加入到模型中去。整个计算和模拟过程利用 SAS 9.4 软件的 SAS NL MIXED 模块。

3 结果与分析

3.1 固定效应模型

利用泊松和负二项分布模型进行模拟，具体结果见表 3。由于在模拟负二项分布时，对于各个树种所有林分因子的影响均不显著，只有截距参数显著，无法确定和筛选显著影响因子，因此表 3 中只包括泊松分布模拟结果。从表中可以看出：母树公顷株数及母树公顷断面积对天然更新株数没有影响。林分因子对更新株数的影响因树种的不同而发生变化。如果不区分树种按总体进行模拟，则林分平均直径与更新株数呈负相关；影响白桦更新株数的因子中，林分公顷株数和林分平均直径均呈负相关；红松和水曲柳不受各个林分因子的影响，更新株数是随机的；冷杉的更新株数与林分公顷断面积呈负相关；色木槭和云杉的更新株数均与林分平均直径呈负相关。本研究中白桦和红松含有少量零值数据，进一步利用零膨胀泊松分布模型方法来解决存在的过量零值问题，精度均没有提高。

表 3 森林天然更新幼苗幼树计数模型参数模拟结果

Table 3 The parameters simulation results of natural regeneration count model

模型类型	模型编号	模型对象	参数				AIC	BIC	-2logL	方差协方差矩阵
			α_0	α_1	α_2	α_3				
固定效应	M1	总体	5.047 8±0.114 9***			-0.048 0±0.007 2***	1 165.3	1 168.4	1 161.3	-
	M2	白桦	7.773 0±0.857 5***	-0.000 7±0.000 2**		-0.332 2±0.041 6***	399.8	404.5	393.8	-
	M3	红松	1.117 0±0.095 4***				192.4	193.9	190.4	-
	M4	冷杉	4.060 7±0.152 1***		-0.039 2±0.006 1***		623.3	626.4	619.3	-
	M5	色木槭	3.692 8±0.258 6***			-0.065 6±0.016 4**	440.7	443.8	436.7	-
	M6	水曲柳	2.786 4±0.041 4***				944.4	946.0	942.4	-
	M7	云杉	2.719 6±0.382 0***			-0.052 9±0.024 0*	345.7	348.9	341.7	-

续表 3

模型类型	模型编号	模型对象	参数				AIC	BIC	-2logL	方差协方差矩阵
			α_0	α_1	α_2	α_3				
随机效应	M8	总体	5.168 6±0.619 2***			-0.067 0±0.038 0	368.7	373.5	362.7	0.370 2±0.092 6**
	M9	白桦	1.483 6±3.747 9	0.000 7±0.001 0		-0.124 7±0.163 1	196.4	202.8	188.4	2.573 3±0.972 2*
	M10	红松	0.819 0±0.182 5***				163.6	166.8	159.6	0.595 1±0.240 2*
	M11	冷杉	3.653 1±0.654 3***		-0.036 4±0.024 9		300.6	305.4	294.6	0.803 7±0.228 3*
	M12	色木槭	2.638 8±0.857 0**			-0.017 1±0.052 4	269.5	274.3	263.5	0.637 5±0.195 0*
	M13	水曲柳	1.583 7±0.346 2***				271.5	274.7	267.5	3.578 5±1.086 6*
	M14	云杉	2.664 0±1.012 8*			-0.074 6±0.062 8	212.7	217.4	206.7	0.756 1±0.234 6*

注：*表示 $P<0.05$ ，**表示 $P<0.01$ ，***表示 $P<0.001$ 。 α_0 为截距参数， α_1 和为林分公顷株数参数， α_2 为林分公顷断面积参数， α_3 为林分平均直径参数值。

3.2 随机效应模型

在标准泊松分布模型的基础上，考虑样地的随机效应。本研究考虑了随机截距和随机系数效应，但是在随机系数上所有模型均不能够收敛，只有在截距上考虑随机效应后模型收敛。当考虑了随机截距效应后（表 3），结果表明：考虑了样地的随机效应后，所有模型的模拟效果明显提高（AIC、BIC 和 -2logL 值都明显降低）。进一步利用 LRT 卡方检验对模型之间的差异进行比较评价（表 4），除红松的模拟结果达到显著水平外，其余树种均达到极显著水平。

表 4 固定效应和随机效应模型间差异比较评价

Table 4 The comparative evaluation of differences between fixed models and random effects models

模型比较		LRT
固定效应模型	随机效应模型	
M1	M8	798.6***
M2	M9	205.4***
M3	M10	30.8**
M4	M11	324.7***
M5	M12	173.2***
M6	M13	674.9***
M7	M14	135.0***

注：*表示 $P<0.05$ ，**表示 $P<0.01$ ，***表示 $P<0.001$ 。

3.3 模型验证

利用确定系数（ R^2 ）、均方根误差（RMSE）和平均绝对残差（ $|\bar{E}|$ ）3 个模型精度评价指标对表 2 的模拟结果进行验证。具体计算结果见表 5。

表 5 天然更新模型验证结果

Table 5 The validation result of natural regeneration models

模型类型	模型编号	R^2	RMSE	$ \bar{E} $
固定效应	M1	0.050	1158.7	867.1
	M2	0.250	207.4	139.2
	M3	0	79.5	57.6
	M4	0.270	420.1	337.1
	M5	0.250	278.9	213.7
	M6	0	488.2	405.1
	M7	0.110	189.0	131.5
随机效应	M8	0.998	40.3	30.9
	M9	0.998	13.1	10.6
	M10	0.992	24.8	18.7
	M11	0.999	26.2	21.6
	M12	0.999	28.7	22.9
	M13	0.999	11.7	10.8
	M14	0.998	24.8	19.6

由表 5 可知，无论哪个树种，在考虑了随机截距效应后，模型的相关系数显著提高，而均方根误差和平均绝对残差值显著降低。验证结果与表 3 中的模拟结果一致。红松和水曲柳的更新不受林分因子影响，所以确定系数为 0，但考虑随机效应后，确定系数几乎达到 1，其他树种没有考虑随机效应时，相关系数很低，而在考虑随机截距效应后，相关系数也几乎达到 1。这充分说明虽然林分因子对天然更新株数有显著影响，但更多的影响体现在截距的参数值上，说明更新的随机性很大，影响更新株数的因子还包括很多未知的因素。

4 结论与讨论

林分因子中林分密度对天然更新具有重要的影响, 一般来讲林分公顷株数过大, 对于光照、营养和空间的竞争加剧, 更小的树木容易枯损, 很难完成更新甚至进界^[4, 10]。本研究中如果不区分树种的话, 林分平均直径与天然更新株数呈反比, 说明在相同的林分公顷株数情况下, 上层林木的直径越大, 越不利于下层林木的生长, 因此更新数量变少。白桦是喜光树种, 林分公顷株数和林分平均直径与天然更新数量呈反比, 说明密度过大不利于白桦树种的天然更新。红松和水曲柳不受林分因子的影响, 原因可能是红松和水曲柳的更新是随机性的, 和其他未知因素有密切的关系。冷杉的更新株数与林分公顷断面积呈反比, 随着林分公顷断面积的增加, 而株数降低。与不分树种相同, 色木槭和云杉都受林分平均直径的影响, 随着林分的平均直径增大, 更新株数降低。采伐对天然更新的影响也是通过调整密度, 改善林木的竞争环境来实现的^[27]。

天然更新具有高的随机性和可变性, 数据会存在着过度离散的情况。负二项分布由于考虑了数据的过度离散问题, 在模拟计数模型时的模拟效果要好于泊松分布^[28]。另外, 由于更新数据通常会存在着大量的零值, 很多研究者采用零膨胀结合泊松或负二项分布来解决过量零值问题^[29]。本研究利用负二项分布对天然更新数据也进行了模拟, 但是绝大部分情况筛选不出影响因子, 或者是精度没有提高。本研究由于不存在过量零值问题, 只有白桦和红松含有少量零值数据, 在采用零膨胀方法后, 模型精度并没有提高。可能的原因是本研究采用的数据都是在一个林班内, 范围过小, 抽样样地过少还达不到过度离散的程度。因此, 对于更新的研究还需要大量的样地数据作比较和分析, 但是更新的研究需要大量的人力和财力。

很多因子对林木的天然更新有影响, 并不仅仅限于林分因子, 例如立地因子和气象因子的影响。采伐对天然更新也具有重大的影响, 影响的效果取决于采伐的方式、采伐时间以及不同树种对采伐的反应。另外还有各种森林经营措施以及外界的干扰都会对更新产生影响。在今后的研究中, 如果数据量足够大, 或者是样地范围广, 则构建天然更新模型时还需考虑气象因子和立地因子, 以及这些因子的交互作用, 然后再进行模拟。

[参 考 文 献]

- [1] 韩有志, 王政权. 森林更新与空间异质性 [J]. *应用生态学报*, 2002, 13(5): 615-619.
- [2] Rockwood L L. *Introduction to population ecology* [M]. New York: Oxford Blackwell Publishing, 2006.
- [3] 刘炜洋, 陈国富, 张彦冬. 不同林分内水曲柳天然更新及影响因子研究 [J]. *华东森林经理*, 2010, 24(4): 19-23.
- [4] Olson M G, Meyer S R, Wagner R G, et al. Commercial thinning stimulates natural regeneration in spruce-fir stands [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 2014, 44(3): 173-181.
- [5] Gavinet J, Prévosto B, Fernandez C. Do shrubs facilitate oak seedling establishment in Mediterranean pine forest understory? [J]. *Forest Ecology and Management*, 2016, 381: 289-296.
- [6] Piironen T, Valtonen A, Roininen H. The seed-to-seedling transition is limited by ground vegetation and vertebrate herbivores in a selectively logged rainforest [J]. *Forest Ecology and Management*, 2017, 384: 137-146.
- [7] Crotteau J S, Ritchie M W, Varner J M. A mixed-effects heterogeneous negative binomial model for post-fire conifer regeneration in northeastern California, USA [J]. *Forest Science*, 2014, 60(2): 275-287.
- [8] Eerikäinen K, Miina J, Valkonen S. Models for the regeneration establishment and the development of established seedlings in uneven-aged, Norway spruce dominated forest stands of southern Finland [J]. *Forest Ecology and Management*, 2007, 242(2/3): 444-461.
- [9] 王永杰, 张首军. 不同郁闭度下天然白皮松林更新的研究 [J]. *山西师范大学学报 (自然科学版)*, 2008, 22(4): 83-85.
- [10] 张希彪, 上官周平, 王金成, 等. 子午岭人工油松林群落更新特征及影响因子 [J]. *山地学报*, 2014, 32(5): 561-567.
- [11] Keyes C R, Maguire D A, Tappeiner J C. Recruitment of ponderosa pine seedlings in the Cascade Range [J]. *Forest Ecology and Management*, 2009, 257(2): 495-501.
- [12] Facelli J M, Pickett S T A. Plant litter: light interception and effects on an old-field plant community [J]. *Ecology*, 1991, 72(3): 1024-1031.
- [13] Fyllas N M, Dimitrakopoulos P G, Troumbis A Y. Re-

- generation dynamics of a mixed Mediterranean pine forest in the absence of fire [J]. *Forest Ecology and Management*, 2008, 256(8): 1552–1559.
- [14] Rathbun S L, Fei S L. A spatial zero-inflated Poisson regression model for oak regeneration [J]. *Environmental and Ecological Statistics*, 2006, 13(4): 409–426.
- [15] Fortin M, DeBlois J. Modeling tree recruitment with zero-inflated models: The example of hardwood stands in southern Québec, Canada [J]. *Forest Science*, 2007, 53(4): 529–539.
- [16] Flores O, Rossi V, Mortier F. Autocorrelation offsets zero-inflation in models of tropical saplings density [J]. *Ecological Modelling*, 2009, 220(15): 1797–1809.
- [17] Miina J, Heinonen J. Stochastic simulation of forest regeneration establishment using a multilevel multivariate model [J]. *Forest Science*, 2008, 54(2): 206–219.
- [18] Dodet M, Collet C, Frochot H, et al. Tree regeneration and plant species diversity responses to vegetation control following a major windthrow in mixed broadleaved stands [J]. *European Journal of Forest Research*, 2011, 130(1): 41–53.
- [19] Barbeito I, LeMay V, Calama R, et al. Regeneration of Mediterranean *Pinus sylvestris* under two alternative shelterwood systems within a multiscale framework [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 2011, 41(2): 341–351.
- [20] Upreti Y, Asselin H, Bergeron Y, et al. White pine (*Pinus strobus* L.) regeneration dynamics at the species' northern limit of continuous distribution [J]. *New Forests*, 2014, 45(1): 131–147.
- [21] Li R X, Weiskittel A R, Kershaw J A Jr. Modeling annualized occurrence, frequency, and composition of ingrowth using mixed-effects zero-inflated models and permanent plots in the Acadian Forest Region of North America [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 2011, 41(10): 2077–2089.
- [22] Laird N M, Ware J H. Random-effects models for longitudinal data [J]. *Biometrics*, 1982, 38(4): 963.
- [23] Demidenko E. *Mixed models*[M]. Hoboken, NJ, USA: John Wiley & Sons, Inc., 2004.
- [24] Akaike H. A new look at the statistical model identification [J]. *IEEE Transactions on Automatic Control*, 1974, 19(6): 716–723.
- [25] Calama R, Montero G. Interregional nonlinear height-diameter model with random coefficients for stone pine in Spain [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 2004, 34(1): 150–163.
- [26] Vonesh E F, Chinchilli V M. *Linear and nonlinear models for the analysis of repeated measurements*[M]. New York: Marcel Dekker Inc., 1997.
- [27] Devine W D, Harrington T B. Belowground competition influences growth of natural regeneration in thinned Douglas-fir stands [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 2008, 38(12): 3085–3097.
- [28] Eskelson B N I, Temesgen H, Barrett T M. Estimating cavity tree and snag abundance using negative binomial regression models and nearest neighbor imputation methods [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 2009, 39(9): 1749–1765.
- [29] Affleck D L. Poisson mixture models for regression analysis of stand-level mortality [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 2006, 36(11): 2994–3006.

(责任编辑 陆 驰)

