DOI: 10.13332/j. cnki. jbfu. 2014.05.007

基于广义可加模型的气候对单木胸径生长的影响研究

雷相东¹ 王雅志² 杨英军² 王全军² **黎**¹ 余 (1 中国林业科学研究院资源信息研究所 2 吉林省汪清林业局)

摘要:基于吉林省汪清林业局落叶松-云冷杉林长期固定样地25年观测数据,采用广义可加模型方法,建立了包含 气候因子的单木胸径生长模型,研究气候因子对单木胸径生长的影响及不同树种的响应差异。结果表明:生长 季≥5℃积温、生长季最低气温、年平均总降水量、月气温差以及年平均气温与年平均总降水量之比5个气候因子 对该类型的落叶松、红松、冷杉、云杉、慢阔和中阔6个树种(组)的单木的年平均胸径生长量都有显著的影响,但不 同树种组的气候响应变量和程度不同。对含气候和林分因子的全模型、仅含林分因子的部分模型以及仅含气候因 子的部分模型进行了统计分析,结果显示:3 类模型分别能解释 50.8%、45.7%和 29.5%的胸径生长变异,说明在 局部尺度气候因子对胸径生长的解释能力有限:影响胸径生长的主要因子是单木的期初胸径、大于对象木的断面 积之和、林分每公顷株数和林分断面积平均胸径。

关键词:气候变化;广义可加模型;单木胸径生长

中图分类号:S758.1 文献标志码:A 文章编号:1000-1522(2014)05-0022-11

YU Li¹; LEI Xiang-dong¹; WANG Ya-zhi²; YANG Ying-jun²; WANG Quan-jun². Impact of climate on individual tree radial growth based on generalized additive model. Journal of Beijing Forestry University (2014)36(5) 22-32 [Ch, 48 ref.]

1 Institute of Forest Resource Information Techniques, Chinese Academy of Forestry, Beijing, 100091, P. R. China;

2 Wangqing Forestry Bureau, Jilin, 133200, P. R. China.

The generalized additive model (GAM) was used to investigate the effects of climate on individual tree radial growth and tree species' responses to climate. The data was collected from long-term permanent plots of larch-spruce-fir forests repeatedly measured for 25 years in Wangqing Forestry Bureau, Jilin Province of northeastern China. Our results showed that accumulated temperature in growing season, mean minimum temperature during growing season, annual total precipitation, mean temperature difference between the coldest and warmest months and the ratio of annual temperature and annual total precipitation significantly explained the variation in radial growth, but varied in the response variables and magnitude of different tree species (larch, spruce, fir, Korean pine and two hardwood groups). The full model, reduced model 1 (stand variables) and 2 (climate variables) could explain 50.8%, 45.7% and 29.5% of the variation in radial growth, respectively. It is concluded that climate has limited capacity in explaining the variation in radial growth, while the size, competition among individuals and stand density are the main drivers to radial growth on the local scale.

Key words climate change; generalized additive model; individual tree radial growth

气候变化是全世界共同面对的最严峻挑战。由于森林对温度、降水和二氧化碳浓度的敏感性,气候

基金项目:国家自然科学基金项目(31270679)。

责任作者: 雷相东,博士,研究员。主要研究方向:森林生长模型与模拟。Email: xdlei@ caf. ac. cn 地址:同上。

本刊网址: http://journal. bjfu. edu. cn

收稿日期: 2013-10-28 修回日期: 2014-01-05

第一作者:余黎。主要研究方向:森林生长模型与模拟。Email: yuli4niuniu@126.com 地址:100091 北京市海淀区东小府2 号中国林业 科学研究院资源信息研究所。

变化将不可避免地对森林的分布、物种组成、结构、 生长收获、生产力及其他功能产生影响,同时这种影 响随气候情景、地区及森林类型各异,存在巨大的不 确定性。例如温度升高对水分限制型区域的植物生 长有负面影响,但对非水分限制型区域的植物生长 有正面影响。需要了解气候对森林生长的影响,从 而对森林经营进行适应性调整[1-2]。生长模型是研 究这种影响的一个有效工具。与过程生长模型相 比,经验生长模型在模型预测精度、森林经营中应用 等方面具有优势,因此在气候变化影响研究中有一 定潜力。但是,传统经验生长模型只包括了竞争、单 木大小、立地和其他林分因子,缺少反映气候的变 量,且假定立地不会变化,无法预测气候变化下的森 林生长。而近期一些研究已将气候因子加入经验生 长模型[3-8],例如发现胸径生长与气象因子的非线 性关系[9-11]。除线性和非线性回归模型外,还采用 非参数方法来更灵活地表达气候变化对生长的影 响,如 Albert 等^[12]利用广义可加模型(Generalized Additive Model)建立包含土壤和气候因子的立地指 数方程,来量化各因子对立地指数的线性和非线性 影响,并预测立地指数变化;Huang 等^[13]使用广义 可加模型研究气候变化对美国北部火炬松(Pinus taeda)林分蓄积的影响。由于缺乏长期固定样地 数据积累,国内研究多采用年轮数据^[14-16],但是年 轮数据往往缺乏反映林分密度和竞争等动态的信 息,所以基于年轮的生长-气候关系的方法,不能 预测林分的生长收获,而基于固定样地数据建立 气候敏感的生长模型,既能反映林分生长动态,也 能研究气候变化对林木生长的影响,但目前国内 相关研究比较少。本文以我国东北林区的落叶 松-云冷杉林为对象,基于25年长期固定样地观 测的7次任意5年间隔数据,采用广义可加模型, 建立气候敏感的单木胸径生长模型,研究气候因 子对胸径生长的影响,为气候变化下森林生长收 获预估提供依据。

1 研究数据与研究方法

1.1 研究地概况

研究地点位于吉林省汪清林业局,地理坐标为 123°56′~131°04′E,43°05′~43°40′N。属长白山 系的中低丘陵区,海拔360~1477m;温带大陆性季 风气候,年平均气温3.9℃,极端最高气温37.5℃, 极端最低气温-37.5℃,无霜期为138d,年均降水 量547mm,其中5—9月降水量为438mm,占全年 的80%。土壤种类:山地以暗棕壤为主,谷地以草 甸土为主。该区植被属长白山植物区系^[17]。

1.2 研究数据

1.2.1 样地数据

用来建立模型的数据为汪清林业局金沟岭林场 的 20 块固定样地。其起源为 1962—1964 年间营造 的人工落叶松纯林,经多年演变,大部分已成为落叶 松-云冷杉针阔混交林。以长白落叶松(Larix olgensis)、云杉(Picea jezoensis var. microsperma)、冷 杉(Abies nephrolepis)为优势树种,其他树种有红松 (Pinus koraiensis)、色木 (Acer mono)、水曲柳 (Fraxinus mandshurica)、白桦(Betula platyphylla)、 紫椴(Tilia amurensis)、枫桦(Betula costata)、春榆 (Ulmus propingua)、黄菠萝(Phellodendron amurense) 等。样地面积在 0.077 5~0.25 hm²之间。数据为 1986-2010年的20块样地的连续观测数据,复测 期为2~3年,调查内容包括海拔、坡向、坡度以及胸 径5 cm 以上树木的树种、胸径、树高等。本文使用 的是这25年内任意间隔期为5年的样地数据。为 便于建模和研究不同树种的气候响应,将组成树种 分为落叶松、云杉、冷杉、红松、慢阔(色木、紫椴、枫 桦、水曲柳和黄菠萝)和中阔(白桦、春榆和杂木)6 个树种(组)。样地林分因子和年平均胸径生长量 的统计量见表1。

表1 林分因子和年平均胸径生长量统计量

Fab 1	Summary	statistics	of	stand	variables	and	diameter	increment
rap. r	Summary	statistics	OI.	stanu	variables	anu	unameter	meremen

		-					
井八田ブ	落叶松	红松	冷杉	云杉	慢阔	中阔	
小刀 凶 J	$(n = 10\ 010)$	(n = 704)	$(n = 1 \ 701)$	$(n = 1 \ 084)$	$(n = 2\ 484)$	(n = 618)	
$\Delta D/\mathrm{cm}$	0.31 ± 0.21	0.23 ± 0.19	0.29 ± 0.21	0.24 ± 0.19	0.18 ± 0.17	0.20 ± 0.16	
D_0 /cm	18.45 ± 5.11	17.63 ±9.77	17. 70 ± 8.42	19.72 ± 9.14	12. 63 ± 5. 23	15.37 ± 5.67	
BAL/m ²	16. 42 ± 7. 43	17.72 ±10.06	17. 50 \pm 9. 82	15.87 ± 9.64	23.06 ± 6.80	20.86 ± 7.93	
N/(株・hm ⁻²)	$1\ 012\ \pm 250$	$1\ 014\ \pm 219$	$1\ 052\ \pm\ 232$	$1\ 004\ \pm\ 238$	$1\ 018\ \pm 239$	$1\ 020\ \pm 256$	
d∕ cm	17.22 ± 2.07	17.15 ±1.91	17.03 ± 1.94	17.30 ± 2.07	17. 22 ± 1. 96	17.40 ± 2.11	

注:ΔD为1986—2010年之间任意5年间隔单木的年平均胸径生长量,D₀为单木的期初胸径,BAL为大于对象木(计算竞争指标时所针对的 树木)的断面积之和,N为林分每公顷株数,d为林分算术平均胸径,n为各树种株数。表中数据为平均值±标准差。

1.2.2 气候数据

基于 1961—2010 年吉林省及周边邻近区域共 43 个气象站点的逐日、逐月、逐年气候数据(中国气 象数据科学共享服务网 http://cdc. cma. gov. cn),利 用 ANUSPLIN 软件插值得到气候变量的年均值,插 值空间分辨率为 300 m×300 m^[18]。建模采用样地 所在或最近网格生成的气候数据。气候因子统计量 见表2。

表 2 气候因子统计量

Tab. 2 Summary statistics of climate variables

气象因子	含义	平均值	最小值	最大值
Amint/°C	年最低气温	- 24. 77	- 26. 40	- 23. 64
gst∕℃	生长季≥5 ℃积温(4—9月)	2 093. 63	1 885. 12	2 306. 97
gaxtwm/°C	最热月最高气温(7月)	25.83	23.85	26.70
gmt∕°C	生长季最低气温(4—9月)	- 8. 13	-9.76	- 6. 73
map/mm	年平均总降水量	509.27	476.84	536. 52
gssr/h	生长季总日照时数	1 029. 04	982.51	1 059. 35
tdf∕℃	月气温差(最热月(7月)均温 – 最冷月(1月)均温)	28.80	27.14	30.08
Maxtwmsp/($^{\circ}C \cdot mm^{-1}$)	最热月最高气温与夏季降水量之比	0.08	0.07	0.10
rtp/(°C • mm $^{-1}$)	年平均气温与年平均总降水量之比[19]	0.004 3	0.0034	0.0052

1.3 统计方法

1.3.1 模型

采用广义可加模型来研究气候因子对胸径生长的影响。广义可加模型是基于非参数回归和平滑技术发展起来的一种模型,即在借助最小二乘法追求期望值与观测值之差达到最小的同时,还要求用样条函数拟合的预测变量在结点的连接处要光滑^[20-22]。它在整体上表现为线性形式,但每一个加项又采用非参数形式。广义可加模型是分析气候因子影响的一个有效工具,因为在不清楚函数形式时, 其平滑函数足以表达复杂的可能是非线性的趋势^[23]。其优点为:1)没有参数方法对先验分布的限制前提^[24];2)绘图功能加上平滑函数能实现各自变量对因变量的可加贡献的可视化^[25];3)能灵活地将参数和非参数函数加入到模型中。广义可加模型尤其在气候与植被关系的研究上得到广泛应用。

采用的模型形式如下:

 $\ln(\Delta D_{ij} + 1) = \beta_0 + S_i + f_1(\text{Size}_{ij}) +$

 $f_2(\text{Comp}_{ij}) + f_3(\text{Stand}_{ij}) + f_{4i}(\text{Climate}_j) + \varepsilon_{ij}(1)$ 式中: ΔD_{ij} 为 1986—2010 年之间任意 5 年间隔的第 i 树种第j个体的年平均胸径生长量; β_0 为截距; f_1 、 f_2 、 f_3 和 f_4 分别表示单木大小因子 Size、竞争因子 Comp、林分因子 Stand 和气候因子 Climate 对应的光 滑函数; ε_{ij} 为随机误差。为检验各树种(组)胸径生 长对气候的差异性反应,引入树种组分类变量 $S_i(i=1,2,...,6)$,即不同的树种对同一气候变量有 不同的光滑函数^[26]。

为比较林分因子和气候因子对胸径生长的贡献,分别对以下3类模型进行比较分析:1)全模型,即自变量包含林分和气候因子的模型(式(1));2)

林分因子部分模型(部分模型1),即自变量只包含 林分因子的模型(式(2));3)气候因子部分模型 (部分模型2),即自变量只包含气候因子的模型(式 (3))。采用 F 检验来检验3 类模型间的差异显 著性。

 $\ln(\Delta D_{ij} + 1) = \beta_0 + f_1(\operatorname{Size}_{ij}) + f_2(\operatorname{Comp}_{ij}) + f_3(\operatorname{Stand}_{ij}) + \varepsilon_{ij}$ (2)

 $\ln(\Delta D_{ij} + 1) = \beta_0 + S_i + f_{4i}(\text{Climate}_j) + \varepsilon_{ij} \quad (3)$

1.3.2 自变量的选择

本文用于建模的自变量主要包括单木大小因 子、竞争因子、林分因子(见表3)和气候因子(见表 2)。其中:单木大小因子采用单木的期初胸径;竞 争因子为与距离无关的竞争变量^[18,27-29];林分因子 主要包括林分密度和平均胸径。

气候因子包括气温、降水、日照、气温与降水的 复合指标4类,共44个,分别通过相关分析和共线 性分析初步筛选气候因子。通过相关分析保留与其 他气候因子相关性都较高的因子,再将保留的气候 因子和林分因子与因变量进行回归。在模型中预测 变量间存在确切的共线性关系时,那么共曲线关系 也一定存在于这些变量中[30],所以用线性回归中的 方差膨胀因子(VIF)来判断自变量间的多重共线 性。一般认为,当 VIF > 10 时,有严重的共线性,此 时,剔除共线性较严重的自变量,保留共线性弱而对 因变量贡献大的自变量。气候因子最终保留生长 季≥5℃的积温(gst)、生长季最低气温(gmt)、年平 均总降水量(map)、月气温差(tdf)以及年平均气温 与年平均总降水量之比(rtp);林分因子最终保留单 木的期初胸径 (D_0) 、大于对象木的断面积之和 (BAL)、林分每公顷株数(N)和林分断面积平均胸 径(D_g)参与建模。气候因子取值对应于各单木 5 年间隔内的年平均胸径生长量,为从期初到期末的 6年所对应的气象因子的平均值。

表 3 模型林分自变量及说明

Tab. 3 Description of stand variables used for modeling

变量组	变量	说明
单木大小因子	D_0	单木的期初胸径
	BAL	大于对象木的断面积之和
音争因子	DL	大于对象木的所有单木的平方胸径和
兄 尹 凶 〕	RD	对象木胸径与林分断面积平均胸径之比
	DDM	对象木胸径与林分中最大单木的胸径之比
	N	林分每公顷株数
林公因子	BA	林分每公顷断面积
417日1	d	林分算术平均胸径
	$D_{\rm g}$	林分断面积平均胸径

1.3.3 模型拟合与评价

模型所有的计算过程通过 R 环境下的 mgcv 软 件包完成^[31],并使用惩罚薄板回归样条(Penalized thin-plate regression spline)来表示平滑项。模型的 选择原则为确定合适的平滑参数以达到修正决定系 数(Adjusted *R*²,修正 *R*²)最大、AIC 值和广义交叉 验证得分(GCV)最小。模型的预测能力采用平均 误差(ME)、平均绝对误差(MAE)、平均相对误差 (MRE)、均方误(RMSE)、相对均方误(RRMSE)5 个指标来反映。

n

修正
$$R^2 = 1 - (1 - R^2) \frac{n - 1}{n - k - 1}$$
 (4)

$$R^{2} = 1 - \frac{\sum_{i=1}^{n} (y_{i} - \hat{y}_{i})}{\sum_{i=1}^{n} (y_{i} - \overline{y})}$$
(5)

$$GCV = n \cdot Dev/(n - edf)^2$$
 (6)

$$AIC = -2LL + 2k \tag{7}$$

ME =
$$\frac{\sum_{i=1}^{n} (y_i - \hat{y}_i)}{n}$$
 (8)

MAE =
$$\frac{\sum_{i=1}^{n} |y_i - \hat{y_i}|}{n}$$
 (9)

MRE =
$$\frac{\sum_{i=1}^{n} (y_i - \hat{y}_i)}{\sum_{i=1}^{n} y_i}$$
 (10)

RMSE =
$$\sqrt{\frac{\sum_{i=1}^{n} (y_i - \hat{y}_i)}{n-1}}$$
 (11)

RRMSE =
$$\frac{\sqrt{\sum_{i=1}^{n} (y_i - \hat{y}_i)^2}}{\sum_{i=1}^{n} y_i / n}$$
(12)

式中:n 为样本数,k 为自变量个数, y_i 为观测值, \hat{y}_i 为预测值, \bar{y} 为观测值的平均值,Dev 为离差,edf 为 模型的自由度,LL 为对数似然值。

1.3.4 自变量的重要性评价

为了研究自变量的重要性,本文采用 ΔAIC 和 AIC 权重(w_k)来表示各气候因子的贡献值,通过比 较部分模型1与加入各气候因子后模型的 AIC 来计 算。ΔAIC 为加入各气候因子自变量后的模型和未 加入各气候因子自变量模型的 AIC 之差,ΔAIC 越 大,说明变量越重要。 w_k 越高,该气候因子对胸径生 长的贡献越大^[32],其公式为

$$w_{k} = \frac{\exp((-0.5(\text{AIC}_{k} - \text{AIC}_{\min})))}{\sum_{i=1}^{n} \exp((-0.5(\text{AIC}_{i} - \text{AIC}_{\min})))}$$
(13)

式中: w_k 为第k个模型的 AIC 权重, AIC_k为第k个模型的 AIC 值, AIC_{min}为所有n个备选模型中 AIC 的最小值。

2 结果与分析

2.1 近 25 年研究区气候变化趋势

研究区内 1986—2010 年的年平均气温与年平 均总降水量变化趋势如图 1 所示,年平均气温总体 呈上升趋势,其中 1986—1990 年急剧上升,之后在 3℃附近上下波动;年平均总降水量总体呈下降趋 势,但在 600 mm 附近波动。

2.2 模型拟合结果

表4给出了全模型、部分模型1和部分模型2 的拟合统计量和GCV值。可以看出,仅包含气候因 子的部分模型仅能解释29.5%的胸径生长变异,仅 包含林分因子的部分模型能解释45.7%,而加入气 候因子的全模型能解释50.8%,且全模型与2个部 分模型间均有显著差异。

表5给出了全模型参数和非参数部分的估计结 果。可以看出,影响胸径生长的单木和林分因子主 要有单木的期初胸径、大于对象木的断面积之和、每 公顷株数和林分断面积平均胸径。除单木和林分因 子外,气候因子对胸径生长也有显著影响,且在6个 树种组中,各树种组对同一气候因子的响应有所差 异,即各树种组的敏感气候因子有所不同,且其响应 机制也有所差异。

2.3 林分因子对胸径生长的影响

全模型中的林分因子和气候因子与年平均胸径



图 1 1986—2010 年间年平均气温与年平均总降水量的变化趋势

Fig. 1 Trends of mean annual temperature and precipitation in 1986-2010

表4 3个广义可加模型拟合的结果

Tab. 4	Summary	of	model	fitting
--------	---------	----	-------	---------

模型	修正 R ²	变异解释量/%	GCV 值	AIC	差异显著性
全模型	0. 496	50.8	0.012 01	- 18 547.10	
部分模型1	0.448	45.7	0.013 16	- 17 022.76	* * *
部分模型2	0. 288	29.5	0.017 20	- 12 565.35	* * *

注:差异显著性为部分模型1、部分模型2与全模型的差异显著性。***表示差异显著(P<0.001)。

表 5 广义可加模型全模型拟合结果

Tab. 5 Fitting statistics of full model

	参数	(项		非参数项							
变量	估计值	标准差	显著性	变量	光滑函数	树种(组)	自由度	ΔΑΙC	w_{k1}	显著性	
截距	0	0	NA	D_0	f_1		2.996			* * *	
树种组	0.0268	0.0072	* * *	BAL	f_2		2.958			* * *	
				N	f_3		2.912			* * *	
				$D_{\rm g}$	f_3		2.892			* * *	
				gst	f_4	落叶松	2.663	411.00	< 0.001	* * *	
				gst	f_4	红松	1.002			* *	
				gst	f_4	冷杉	2.995			* *	
				gst	f_4	云杉	1.002			* * *	
				gst	f_4	慢阔	1.002			* * *	
				gst	f_4	中阔	2.158			* * *	
				gmt	f_4	落叶松	2.636	870.81	0.999	* * *	
				gmt	f_4	红松	1.002			* * *	
				gmt	f_4	冷杉	2.671			* * *	
				gmt	f_4	云杉	2.002			* * *	
				gmt	f_4	慢阔	3.974			* * *	
				gmt	f_4	中阔	2.996			* * *	
				map	f_4	落叶松	2.856	417.21	< 0.001	* * *	
				map	f_4	冷杉	3.902			* * *	
				tdf	f_4	落叶松	3.912	574.27	< 0.001	* * *	
				tdf	f_4	红松	2.997			* * *	
				tdf	f_4	冷杉	2.999			* * *	
				tdf	f_4	云杉	3.000			* * *	
				tdf	f_4	慢阔	2.999			* * *	
				tdf	f_4	中阔	2.963			* * *	
				rtp	f_4	落叶松	2.469	442.59	< 0.001	* *	
				rtp	f_4	红松	3.713			* * *	
				rtp	f_4	云杉	2.627			* * *	
				rtp	f_4	慢阔	2.427			* * *	
				rtp	f_4	中阔	1.003			* * *	

注:**为差异显著(P < 0.01),***为差异显著(P < 0.001),NA 表示不显著, $f_1 \int_2 f_3 \pi f_4$ 分别表示林木大小因子 Size、竞争因子 Comp、 林分因子 Stand 和气候因子 Climate 对应的光滑函数, Δ AIC 为全模型中加入各气候因子前后的模型的 AIC 之差, w_{kl} 为全模型中各气候变量对 应备选模型的 AIC 权重。 生长量的关系可用广义可加模型产生的偏效应图来 表示(见图2)。可以看出,年平均胸径生长量随着 单木的期初胸径增加而增加,但在大径阶有较大的 不确定性。进一步的分析发现,在单木的期初胸径 达到40 cm 之前,除红松和冷杉的年平均胸径生长 量在其期初胸径为20~40 cm 区间时呈下降趋势, 其他树种的年平均胸径生长量均随着单木的期初胸 径的增大而增加,在达到40 cm 后针叶树种的年平 均胸径生长量仍略有上升,而阔叶树种的年平均胸径生长量表现出较大的不确定性(见图3)。另外, 年平均胸径生长量随着大于对象木的断面积之和 (BAL)、林分每公顷株数(N)和林分断面积平均胸径(D_g)的增大而下降,且当大于对象木的断面积之 和达到20m²和林分每公顷株数达到1200株/hm²时,其下降程度渐趋平缓(见图2)。



图 2 广义可加全模型中林分因子对单木的年平均胸径生长量的效应 Fig. 2 Partial effects of stand variables on diameter increment in the full-model





2.4 气候因子对胸径生长的影响

全模型中的气候因子与年平均胸径生长量的关 系可用广义可加模型产生的偏效应图来表示(图 4)。总体来说,对同一气候因子,6个树种组的响应 趋势大体相同,对年平均胸径生长量的影响在统计 上都显著,但部分树种的响应差异较大,如冷杉对气 温、年平均总降水量的响应明显不同于其他树种。 生长季≥5℃积温(gst)对所有树种组的年平均胸径 生长量均有显著影响,其中红松、云杉和慢阔大致为 线性关系。除冷杉以外,其他5个树种组的年平均 胸径生长量均随生长季≥5℃积温上升而增加。而 冷杉年平均胸径生长量整体上与生长季≥5℃积温 表现为负效应,具体表现为先随其增加急剧下降,达 到2400℃后变化不大,达到2600℃后再次急剧下 降,且其在整个区间表现出较大的不确定性。

所有树种组均对生长季最低气温(gmt)敏感, 且年平均胸径生长量整体上均先随生长季最低气温 的上升而上升。其中红松和云杉的年平均胸径生长 量一直随生长季最低气温上升而上升,为近似线性 关系。而另外4个树种组的年平均胸径生长量均先 随其上升而上升,但到-9℃左右后随其上升而减 少,且落叶松在下降区间,以及冷杉、慢阔和中阔这 3个树种组在整个区间均表现出较大的不确定性。

只有落叶松和冷杉对年平均总降水量(map)敏感,其中落叶松的年平均胸径生长量随年平均总降水量上升而上升,具体表现为在 620 mm 之前上升 趋势较平缓,620 mm 后上升速度急剧增大;而冷杉 的年平均胸径生长量先随年平均总降水量的上升而 上升,达到 620 mm 后随其上升反而下降,并表现出 较大的不确定性。

所有树种组均对月气温差(tdf)敏感,且其年平 均胸径生长量随月气温差上升整体上均呈下降趋 势。具体表现为,年平均胸径生长量均先随月气温 差上升而减少,到34~35℃时趋势较平缓,35℃后 随其上升而降低。

对年平均气温与年平均总降水量之比(rtp)而 言,除冷杉以外,其余5个树种组均对其敏感,且其 年平均胸径生长量随年平均气温与年平均总降水量



Fig. 4 Partial effects of climate variables on diameter increment in the full-model

之比的上升整体上均呈下降趋势。其中云杉、慢阔 和中阔的年平均胸径生长量与其成近似线性关系, 且中阔的年平均胸径生长量在下降区间内表现出较 大的不确定性。

2.5 影响胸径生长的气候因子的重要性分析

根据表 5 中给出的各气象因子的 ΔAIC 和 w_{k1}, 可以得到各气候因子对整个林分的影响程度。可以 看出,生长季最低气温对年平均胸径生长量的贡献 最大,并大幅高于其他 4 个气候因子的贡献量,其影 响程度依次为:生长季最低气温 > 月气温差 > 年平 均气温与年平均总降水量之比 > 年平均总降水量 > 生长季≥5 ℃积温。

从表 6 中给出的 Δ AIC 和 w_{k2} , 可以得到各树种

组年平均胸径生长量对各气候因子变化的响应差异 情况。落叶松对5个气候因子敏感,其中生长季最 低气温对其年平均胸径生长量影响最大,其他4个 气候因子的影响较微弱,其影响大小依次为:生长季 最低气温>月气温差>年平均总降水量>年平均气 温与年平均总降水量之比>生长季≥5℃积温;红 松对除年平均总降水量之外的其他4个气候因子均 敏感,其影响大小依次为:月气温差>生长季≥5℃ 积温>年平均气温与年平均总降水量之比>生长季 最低气温;冷杉对除年平均气温与年平均总降水量 之比以外的4个气候因子敏感,其影响大小依次为: 年平均总降水量>月气温差>生长季≥5℃积温> 生长季最低气温;云杉、慢阔和中阔均对除年平均总 降水量之外的4个气候因子敏感,其中对云杉的影 响大小依次为:月气温差>年平均气温与年平均总 降水量之比>生长季≥5℃积温>生长季最低气 温;而慢阔主要受月气温差的影响,其他3个因子的 影响较微弱,具体的影响大小依次为:月气温差>生 长季≥5℃积温>生长季最低气温>年平均气温与 年平均总降水量之比;而中阔主要受生长季最低气 温的影响,其次是月气温差,另外2个因子的影响较 微弱,其具体的影响大小依次为:生长季≥5℃积 温>月气温差>年平均气温与年平均总降水量之 比>生长季最低气温。

表 6 各树种组不同气象因子模型的 Δ	AIC 和 w _{k2}
----------------------------	-----------------------

Tal	o. 6	ΔAIC	and	w_{k2}	of	models	by	climate	variable	s for	each	tree	species
-----	------	--------------	-----	----------	----	--------	----	---------	----------	-------	------	------	---------

₩+5++(40)	生长季≥5℃	生长季最低	年平均总降	月气温差/	年平均气温与年平均总降
М种(组)	积温/℃	气温/℃	水量/mm	°C	水量之比/(℃·mm ⁻¹)
落叶松	94.46(<0.001)	573.72(0.999)	228.37(<0.001)	274.73(<0.001)	181.19(<0.001)
红松	6.32(0.001)	19. 18(0. 418)		19.35(0.455)	16.78(0.126)
冷杉	16.09(<0.001)	7.76(<0.001)	34.76(0.998)	22.62(0.002)	
云杉	16.46(0.025)	0.18(<0.001)		22.77(0.619)	21.66(0.355)
慢阔	46.67(<0.001)	22.55(<0.001)		73.54(0.999)	7.59(<0.001)
中阔	47.83(0.988)	2.36(<0.001)		39.07(0.012)	15.93(<0.001)

注:表中数据为 ΔAIC, 括号内数据为 w_{k2}; ΔAIC 为各树种的广义可加模型中加入各气候因子前后模型的 AIC 之差, w_{k2} 为各树种组的广义可 加模型中各气候因子模型的 AIC 权重。

2.6 模型的预测能力

模型预测年均胸径生长量的平均误差为 0.0001 cm,平均绝对误差为0.11 cm,平均相对误 差为0.01%,均方误为0.15 cm,相对均方误为 11.45%。其中,均方误稍大,而其他误差指标均较 小,表明总体上看模型有一定的预测能力和统计可 靠性。

3 讨论与结论

基于落叶松-云冷杉林固定样地长期观测数 据,采用广义可加模型方法,建立了包含气候因子的 单木胸径生长模型,检验气候对单木的年平均胸径 生长量的影响。在解释研究区内各树种组的胸径生 长变异时,与气温和降水相关的气候变量在统计上 均显著,说明气候因子显著影响单木的胸径生长,并 部分表现出非线性关系。仅含气候因子的部分模型 能解释 29.5% 的胸径生长变异;仅含单木和林分因 子的部分模型能解释 45.7% 的胸径生长变异;而包 含气候、单木和林分因子的全模型提高到 50.8%。 也就是说,将气候因子引入到仅含单木和林分因子 的部分模型中形成全模型后,模型的解释能力仅上 升了5%左右,这些均说明气候因子对胸径生长的 解释能力有限,影响年平均胸径生长量的主要变量 是单木的期初胸径、大于对象木的断面积之和、林分 每公顷株数和林分断面积平均胸径。这与以前的部 分研究结果相似,如 Lo 等^[33]研究加拿大不列颠哥 伦比亚省气候与花旗松(Pseudotsuga menziesii)、黑 松(Pinus contorta)和白云杉(Picea glauca)这3个树 种胸径生长的关系,发现仅用气候因子本身不足以 解释胸径生长变化,胸径生长也受树种间和树种内 部竞争的影响,所以胸径生长也与林分密度和竞争 相关;Condés 等^[34]研究气候对西班牙东南部地区的 地中海黑松林分生长的影响发现,在林分生长模型 中加入年均温和年降水等气候因子后, Pseudo-R²只 是从 0. 61 升到 0. 65; 另外, Monserud 等^[35]发现气候 因子只能解释 25% 的立地指数的变化,总的来说, 气候因子对其林分生长变异的解释能力有限。但 是,也有一些研究得出不同结论,如 Latta 等^[36]研究 发现温度、降水和湿度指数这3个因子能解释75% 的年蓄积增量变化;在 Weiskittel 等^[19]发现的与气 候有关的立地指数模型中,gspdd5(生长季降水与温 差的积)和 mmindd0(一月份最低温低于0℃的年度 日数)能解释其68%的变化。因此,气候变量对胸 径生长的解释程度与森林类型、空间和时间尺度均 有一定的关系,胸径生长对气候变化的响应方式比 较复杂,会因不同树种的气候适应能力和生长策略 不同而有所差异。

3.1 林分因子对胸径生长的影响

年平均胸径生长量随着单木的期初胸径的增加 而增加,在达到一定程度后,针叶树种的年平均胸径 生长量趋于平缓,但阔叶树种在大径阶有较大的不 确定性;而各树种的年平均胸径生长量均随着大于 对象木的断面积之和、林分每公顷株数和林分断面 积平均胸径的增大而下降,这与之前的研究结果相 同^[17,36-37]。即单木的期初胸径越大,单木的生长优势越大,达到一定大小后,其生长渐缓;而大于对象木的断面积之和越小,林分内单木平均拥挤程度越小;林分每公顷株数和林分断面积平均胸径越小,则林分内单木对生长空间的平均占有和利用越大,故单木的年平均胸径生长量越大。

3.2 气候因子对胸径生长的影响

通过比较全模型和部分模型的拟合结果,发现 气候因子解释能力有限,其对各树种组的年平均胸 径生长量影响明显弱于林分因子和竞争因子。但各 气候因子对各树种胸径生长的影响统计上均显著, 且不同树种的表现不同。

3.2.1 生长季≥5℃积温

生长季≥5 ℃积温对所有树种组的年平均胸径 生长量均有显著影响,且除冷杉外,各树种组年平均 胸径生长量均表现出正效应关系,即生长季≥5 ℃ 积温越高,胸径生长越快,这与以前一些研究结果相 同^[11,38],即在春季初期或秋季末期延长生长季时 间,有利于各树种组的生长。而冷杉的年平均胸径 生长量与生长季≥5 ℃积温表现为负效应,可能是 因为生长季≥5 ℃积温上升导致蒸散上升,从而降 低了土壤水分的可用性,从而对生长产生抑制作 用^[39-40],另外,也可能是该温度超过了冷杉的适宜 温度的阈值,从而表现出负效应。

3.2.2 生长季最低气温

生长季最低气温对年平均胸径生长量影响最 大,且对6个树种(组)均有显著影响。其中红松和 云杉的年平均胸径生长量一直随生长季最低气温的 上升而上升,而另外4个树种组的年平均胸径生长 量均先随其上升而上升,但到-9℃左右后随其上 升而减少,也有研究发现了类似的结果^[41-42]。因为 在生长季开始时最低气温的升高有利于延长生长 季,此时对胸径生长产生正效应;当进入生长旺季, 气温往往不再是限制因子,这时随气温升高,呼吸作 用增强,从而消耗积累的有机物质,在水分不足时会 抑制树木生长,此时对胸径生长产生负效应。

3.2.3 年平均总降水量

年平均总降水量只对落叶松和冷杉有显著影 响,其年平均胸径生长量先与年平均总降水量均表 现为正效应关系,但达到一定阈值后(约 620 mm), 落叶松的年平均胸径生长量继续呈上升趋势,而冷 杉表现为负效应,与前人的研究结果相同^[43-45]。即 当水分成为限制因子时,降水往往对生长表现出正 效应,而当水分充足或过多时,逐渐表现为负效应。 3.2.4 月气温差

月气温差对6个树种组均有显著影响,且这6

个树种组的年平均胸径生长量整体上均与月气温差 呈负效应关系,但为非线性,先随月气温差增加而减 少,到一定临界点后随月气温差增加而增加,之后又 开始下降。有研究发现最热月和最冷月气温越高, 呼吸作用越强,养分消耗越多,胸径生长减缓,而与 月气温差的关系也可能正好反映了树木光合作用和 呼吸作用利用气温条件的差异^[15];另外也有研究发 现最热月平均气温与红松生长呈负相关关系。这主 要表现为,气温上升增强了呼吸作用从而消耗积累 的有机物质,进而影响下一年树木的早材生长^[16]。 因此,月气温差的增加将抑制单木的胸径生长。 3.2.5 年平均气温与年总降水量之比

年平均气温与年平均总降水量之比在一定程度 上可反映研究区的干湿程度,其值越大,说明越干。 它对除冷杉以外的5个树种组有显著影响,且均表 现为年平均胸径生长量随年平均气温与年平均总降 水量之比的增大而下降。显然干旱会阻碍树木的 生长。

3.3 各树种组对气候变化的响应差异

表 5、6 和图 4 的结果表明,各树种组对相同气 候条件的响应有所差异,与前人的研究结论存在一 致性^[46-47]。具体而言,落叶松和中阔类主要受生长 季最低气温的影响,红松主要受月气温差和生长季 最低气温的共同影响,冷杉主要受年平均总降水量 的影响,云杉主要受年平均气温与年平均总降水量 之比和月气温差的共同影响,慢阔类主要受月气温 差的影响。因此,不同树种的生长对气候变化表现 出不同响应特征,将是决定未来气候变化下森林物 种组成变化的一个重要因素。

3.4 模型及其解释能力

本文的主要目的是研究气候因子对单木胸径生 长的影响,研究结果证明广义可加模型可以较好地 反映二者间的复杂关系。全模型能够解释 50.8% 的胸径生长的变异,从模型的预测能力来看,有一定 的统计可靠性,但模型仍有进一步改进的空间:1) 从各因子对胸径生长的偏效应图来看,部分因子表 现出不稳定性。2) 气候的空间差异可能未得到充 分体现。由于20块样地的地理位置接近,气候的空 间变化无法准确表现出来。3)气候插值的不确定 性。气候变化是一个长期而复杂的过程,利用 ANUSPLIN 气候插值软件必然会存在一定的不确定 性和误差。4)立地条件也是胸径生长模型中的关 键自变量,但由于研究区内样地间的立地条件差异 不显著,无法在模型中表现出来。5)受研究数据所 限,其他因子如树龄等并未纳入模型。实际上树龄 也对林木胸径生长-气候关系有影响,即大龄和幼 龄林木生理机制差异的复杂性影响了二者对气候的 响应^[48]。下一步可在此基础上,考虑气候和土壤水 分条件的年内分布(年均值相同时的环境胁迫差异 可能很大),建立包含其他林分和环境变量如土壤 因子的气候敏感的生长模型,预测气候变化下的森 林生长。

参考文献

- [1] WORBES M. Annual growth rings, rainfall-dependent growth and long-term growth patterns of tropical trees form the Caparo Forest Reserve in Venezuela[J]. Journal of Ecology, 1999,87(3):391-403.
- [2] LITTELL J S, MCENZIE D, KERNS B K, et al. Managing uncertainty in climate-driven ecological models to inform adaptation to climate change[J]. Eco-sphere,2011,2(9):1-19.
- [3] KELLOMAKI S, PELTOLA H, NUUTINEN T, et al. Sensitivity of managed boreal forests in Finland to climate change, with implications for adaptive management [J]. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 2008, 363: 2341-2351.
- [4] BATTLES J J, ROBARDS T, DAS A, et al. Climate change impacts on forest growth and tree mortality: a data-driven modeling study in a mixed-conifer forest of the Sierra Nevada[J]. Climatic Change,2008,87(Sup. 1):193-213.
- [5] CROOKSTON N L, REHFELDTM G E, DIXON G E, et al. Addressing climate change in the forest vegetation simulator to assess impacts on landscape forest dynamics [J]. Forest Ecology and Management, 2010, 260(7):1198-1211.
- [6] LIANG J J, ZHOU M, VERBYLAB D L, et al. Mapping forest dynamics under climate change: a matrix model [J]. Forest Ecology and Management, 2011, 262(12):2250-2262.
- [7] GENRIE A, DROBYSHEV I, BERGERON Y. Growth-climate response of Jack pine on clay soils in northeastern Canada [J]. Dendrochronologia,2012,30(2):127-136.
- [8] NIGH G, SMITH W. Effect of climate on lodgepole pine stem taper in British Columbia, Canada [J]. Forestry, 2012, 85 (5):579-587.
- [9] CORTINI F, FILIPESCU C N, GROOT A, et al. Regional models of diameter as a function of individual tree attributes, climate andsitecharacteristics for six major tree species in Alberta, Canada [J]. Forests, 2011, 2(4):814-831.
- [10] SUBEDI N, SHARMA M. Individual-tree diameter growth models for black spruce and jack pine plantations in northern Ontario[J]. Forest Ecology and Management, 2011, 261(1):2140-2148.
- [11] SUBEDI N, SHARMA M. Climate-diameter growth relationships of black spruce and jack pine trees in boreal Ontario, Canada [J]. Global Change Biology, 2013, 19(2):505-516.
- [12] ALBERT M, SCHMIDT M. Climate-sensitive modelling of siteproductivity relationships for Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) and common beech (*Fagus sylvatica* L.) [J]. Forest Ecology and Management, 2010, 259(4):39-749.
- [13] HUANG J, KINDERMANN G, GHOSH S. Empirical analysis of climate change impact on loblolly pine plantations in the southern

United States[J]. Natural Resource Modeling,2011,24(4):445-476.

- [14] 王淼,白淑菊,陶大立,等.大气增温对长白山林木胸径生长的 影响[J].应用生态学报,1995,6(2):128-132.
- [15] 于大炮,王顺忠,唐立娜.长白山北坡落叶松年轮年表及其与 气候变化的关系[J].应用生态学报,2005,16(1):14-20.
- [16] 高露双,王晓明,赵秀海.长白山阔叶红松林共存树种径向生 长对气候变化的响应[J].北京林业大学学报,2013,35(3): 24-31.
- [17] 雷相东,李永慈,向玮. 基于混合模型的单木断面积生长模型 [J]. 林业科学,2009,45(1):74-80.
- [18] 沈琛琛. 气候敏感的长白落叶松立地指数模型研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院,2011.
- [19] WEISKITTEL A R, CROOKSTON N L, RADTKE P J. Linking climate, gross primary productivity, and site index across forests of the western United States [J]. Canadian Journal of Forest Research, 2011, 41(8):1710-1721.
- [20] WOOD S N. Generalized additive models: an introduction with R [M]. Boca Raton, Fla: Chapman and Hall/CRC, 2006.
- [21] R Development Core Team. R: a language and environment for statistical computing [M]. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2007.
- [22] WOOD S N, AUGUSTIN N H. GAMs with integrated model selection using penalized regression splines and applications to environmental modeling [J]. Ecological Model, 2002, 157 (2): 157-177.
- [23] FRESCINO T S, EDWARDS T C, MOISEN G G. Modeling spatially explicit forest structural attributes using generalized additive models[J]. Journal of Vegetation Science, 2001, 12:15– 26.
- [24] GLEMET H, RODRIGUEZ M A. Short-term growth (RNA/DNA ratio) of yellow perch (*Perca flavescens*) in relation to environmental influences and spatio-temporal variation in a shallow fluvial lake[J]. Canadian Journal of Fisheries Aquatic Sciences, 2007,64(12):1646-1655.
- [25] 何晓群.现代统计分析方法与应用[M].北京:中国人民大学 出版社,1998.
- [26] ANDREASSEN K, TOMETER S M. Basal area growth models for individual trees of Norway spruce, Scots pine, birch and other broadleaves in Norway [J]. Forest Ecology and Management, 2003,180(1):11-24.
- [27] ADAME P, RIO M D, CANELLAS I. A mixed nonlinear heightdiameter model for Pyrenean oak (*Quercus pyrenaica* Willd.)
 [J]. Forest Ecology and Management, 2008, 256(1):88–98.
- [28] 马武.蒙古栎林单木生长模型系研究[D].北京:中国林业科 学研究院,2011.
- [29] 贾彬. 广义可加模型及其在医学中的应用[D]. 太原:山西医 科大学,2005.
- [30] WOOD S N. Stable and efficient multiple parameter estimation for generalized additive models [J]. Journal of the American Statistical Association, 2004, 99 (467):673-686.
- [31] LEI X D, WANG W F, PENG C H. Relationships between stand growth and structural diversity in spruce-dominated forests in New Brunswick, Canada [J]. Canadian Journal of Forest Research,

2009,39(10):1835-1847.

- [32] LO Y H, BLANCO J A, SEELY B, et al. Relationships between climate and tree radial growth in interior British Columbia, Canada [J]. Forest Ecology and Management, 2010, 259(5):932-942.
- [33] CONDES S, ROBEREDO F G. An empirical mixed model to quantify climate influence on the growth of *Pinus halepensis* Mill. stands in South-Eastern Spain [J]. Forest Ecology and Management, 2012, 284(15):59-68.
- [34] MONSERUD R, HUANG S, YANG Y. Predicting lodgepole pine site index from climatic parameters in Alberta [J]. The Forestry Chronicle, 2006, 82(4):562-571.
- [35] LATTA G, TEMESGEN H, BARRET T M. Mapping and imputing potential productivity of Pacific Northwest forests using climate variables[J]. Canadian Journal of Forest Research, 2009, 39(6): 1197-1207.
- [36] BROOKS J R, FLANAGAN L B, EHLERINGER J R. Responses of boreal conifers to climate fluctuations: indications from tree-ring width and carbon isotope analyses[J]. Canadian Journal of Forest Research, 1998, 28(4):524-533.
- [37] HUANG J, TRADIF J C, BERGERON Y, et al. Radial growth response of four dominant boreal tree species to climate along a latitudinal gradient in the eastern Canadian boreal forest [J]. Global Change Biology,2010,16(2):711-731.
- [38] 孙毓,王丽丽,陈津,等.中国落叶松属树木年轮生长特性及其 对气候变化的响应[J].中国科学:地球科学,2010,40(5): 645-653.
- [39] 王亚军,陈发虎,勾晓华.利用树木年轮资料重建祁连山中段

春季降水的变化[J]. 地理科学,2001,21(4):373-377

- [40] 彭剑锋,勾晓华,蒋熹,等.天山云杉和西伯利亚落叶松的树轮 气候记录[J].生态环境,2005,14(4):460-465
- [41] 熊伟,王彦辉,于澎涛,等. 六盘山南坡华北落叶松(Larix principis-rupprechtii)树干胸径生长及其对气象因子的响应 [J]. 生态学报,2007,27(2):432-439.
- [42] 侯爱敏,彭少麟,周国逸. 树木年轮对气候变化的响应研究及 其应用[J]. 生态科学,1999,18(3):16-23.
- [43] 张先亮,崔明星,马艳军,等.大兴安岭库都尔地区兴安落叶松 年轮宽度年表及其与气候变化的关系[J].应用生态学报, 2010,21(10):2501-2507.
- [44] 王文志,刘晓宏,陈拓,等. 基于祁连山树轮宽度指数的区域 NDVI 重建[J]. 植物生态学报,2010,34(9):1033-1044.
- [45] 侯迎,王乃昂,张学敏,等. 基于树轮资料重建祁连山东段冷龙 岭1848 年以来的干湿变化[J]. 山地学报,2011,29 (1):12-18.
- [46] TAKAHASHI K, AZUMA H, YASUE K. Effects of climate on the radial growth of tree species in the upper and lower distribution limits of an altitudinal ecotone on Mount Norikura, central Japan [J]. Ecological Research, 2003, 18(5):549-558.
- [47] 郑永宏,张永,邵雪梅,等.大别山地区黄山松和油松树轮宽度的气候意义[J].地理科学进展,2012,31(1):72-77.
- [48] 徐宁,王晓春,张远东,等.川西米亚罗林区不同海拔岷江冷杉 生长对气候变化的响应[J].生态学报,2013,33(12):3742-3751.

(责任编辑 冯秀兰)

本刊 2014 年第 6 期要目预告

杨 帆等:定西市径流聚集工程柠条林土壤水分变化分析 陈 婕等:水分胁迫下丛枝菌根真菌对紫穗槐生长和抗旱性的影响 王淑娟等:休眠期树枝抗弯弹性模量的模型分析研究 张 琴等:红松、蒙古栎和色木槭凋落物混合分解研究 尤号田等:基于 LiDAR 点云能量信息的樟子松郁闭度反演方法 宁 宇等:莫莫格湿地植被结构研究及其对碱性湿地演替的启示 李 莹等:马尾松种子萌发与幼苗生长异养转自养生理过程研究 郝龙飞等:氮素指数施肥对白桦播种苗养分承载和光合作用的影响 罗大庆等:藏东南色季拉冷杉林林隙与非林隙小气候比较研究