DOI: 10.20103/j.stxb.202304280901

屈彦成, 江怡航, 陈涵玥, 张建国, 张雄清. 杉木人工林林分叶面积动态变化规律. 生态学报, 2024, 44(13): 5609-5620. Qu Y C, Jiang Y H, Chen H Y, Zhang J G, Zhang X Q. Dynamic change of stand leaf area for Chinese fir plantation. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(13): 5609-5620.

杉木人工林林分叶面积动态变化规律

屈彦成^{1,2},江怡航¹,陈涵玥¹,张建国¹,张雄清^{1,2,*}

1 中国林业科学研究院林业研究所,林木资源高效生产全国重点实验室,国家林业和草原局林木培育重点实验室,北京 100091 2 南京林业大学南方现代林业协同创新中心,南京 210037

摘要:叶面积与树木生长密切相关,是量化树木潜在生产能力的重要因子,其动态变化直接驱动林木生长的变化,但目前学者们 对于林分叶面积动态变化规律却持有不同的观点。以亚热带不同气候区杉木人工林为研究对象,基于 54 个样地,共 144 株解 析木的数据,采用 6 种生长方程通过非线性混合效应模型分别构建杉木单木叶面积模型和林分密度模型,将二者相乘得到林分 叶面积动态变化模型,进而探究其动态变化规律。结果表明,以样地作为随机效应因子,考虑 Logistic 方程 a 参数上的随机效 应,同时不考虑异方差结构的混合模型(样地水平)作为单木叶面积的最优模型;以地区作为随机效应因子,考虑 Logistic 方程 a 参数上的随机效应,同时不考虑异方差结构的混合模型(总体平均水平)作为林分密度的最优模型;林分叶面积动态变化呈单 峰形式,幼龄阶段增长较快,达到峰值后迅速下降,之后下降幅度减少。本研究在考虑林分自然稀疏的前提下从生长模型的角 度证明了杉木林分叶面积动态变化呈单峰型,而非达到顶峰后保持不变,同时也表明林分叶面积达到顶峰后下降是由于林分密 度的降低引起的。研究结果对于合理经营不同气候梯度的杉木人工林具有重要意义。 关键词:杉木;林分叶面积;动态变化;单峰;自然稀疏

Dynamic change of stand leaf area for Chinese fir plantation

QU Yancheng^{1,2}, JIANG Yihang¹, CHEN Hanyue¹, ZHANG Jianguo¹, ZHANG Xiongqing^{1,2,*}

1 State Key Laboratory of Efficient Production of Forest Resources, Key Laboratory of Tree Breeding and Cultivation of the National Forestry and Grassland Administration, Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

2 Collaborative Innovation Center of Sustainable Forestry in Southern China, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China

Abstract: Leaf area is an important factor for quantifying the potential production of trees because it is closely related to tree growth. The dynamic changes in leaf area directly drive the change of tree growth. At present, scholars hold varying views on the dynamic changes in stand leaf area. Some scholars proposed a classical hypothetical trend that leaf area of a stand showed a more or less constant level after the initial peak. On the contrary, other scholars proposed another hypothetical trend: i.e., the stand leaf area showed a single peak maximum of leaf area followed by a decline after canopy closure. However, neither the hypothesis of constant leaf area nor the hypothesis of a maximum leaf area clearly explained why leaf area should remain constant or decline after canopy closure from the growth models. In this study, data were collected from 54 plots, containing 144 trees in various subtropical climatic zones. We developed tree leaf area and stand density models for Chinese fir using nonlinear mixed-effects models based on six growth equations (Richards, Logistic, Gompertz, Mitscherlich, Korf, Weibull). The stand leaf area was determined by multiplying the tree leaf area by the number of trees. Then we explored the dynamic change of stand leaf area. The results showed that the optimal tree leaf area model (at the plot level) considered the random effect of the plot on the parameter 'a' of the Logistic function. The optimal

收稿日期:2023-04-28; 网络出版日期:2024-04-25

基金项目:国家自然基金面上项目(31971645)

^{*} 通讯作者 Corresponding author.E-mail: xqzhang85@ caf.ac.cn

stand density model (at the population-averaged level) considered the random effect of the site on the parameter 'a' of the Logistic function. However, the heteroscedasticity structure of both models was not considered. The dynamic change in stand leaf area followed a unimodal pattern, increasing rapidly during the young growth phase, peaking, and then gradually declining at a slower rate. With the consideration of self-thinning as a premise, from the growth model perspective, the dynamic change in stand leaf area exhibited a unimodal pattern, instead of remaining constant after reaching its peak. In addition, the decrease of stand leaf area after reaching the peak was caused by the decrease of stand density. Therefore, a series of management measures can be considered to delay the decline time of leaf area in forest, so that the forest can maintain a high production volume for a long period of time, so as to obtain greater ecological and economic benefits. Our findings are of great significance for the quantitative management of Chinese fir plantations in different climate zones.

Key Words: Chinese fir; stand leaf area; dynamic change; unimodal pattern; self-thinning

叶是植物体进行光合作用的主要器官,又是凋落物及林分养分归还的主要来源,叶量的任何改变都会直接影响林木生长的进程^[1],同时对于森林碳循环也具有重要作用^[2]。前人的研究发现叶面积的动态变化直接驱动林木生长的变化^[3-5],表明林分叶面积(叶生物量)与平均木材积生长量^[6]、林分蓄积生长量^[7]、森林生产力^[8]之间存在较强的线性关系。因此,探究林分叶面积动态变化规律有助于更好地理解森林碳循环和森林生产过程^[9],然而目前关于林分叶面积动态变化的研究却鲜有报道。

目前针对林分叶面积(叶生物量)动态变化趋势主要有两种假设。一些学者认为,在同龄纯林中林分叶面积在林冠郁闭时达到最大,之后短时间内保持稳定水平^[10-11],或者在很长时间内保持相当稳定水平^[6]。然而另一些学者则认为林分叶面积在林分整个发展过程中只出现一次顶峰后下降^[12-13](图1)。之后多数学者模拟了林分叶面积与林龄的关系,发现林分叶面积(叶生物量)达到顶峰后随着林龄的增加而呈下降的趋势^[14-16]。

然而,无论是叶面积恒定假说还是叶面积最大值假 说,都没有明确说明为什么冠层关闭后叶面积会保持恒 定或下降。生长模型的建立对于预测森林对气候变化 的响应以及理解森林的生产力和可持续性都非常重 要^[12]。另外,根据 Forrester 等^[17]的研究,随着林分密 度的增加,林分叶生物量呈现下降趋势。O'Hara^[18]在





Fig.1 Hypothetical trends of age-related changes in leaf area in a forest stand

*t**代表林冠关闭的时间;a表示林冠关闭后叶面积保持不变;b表示林冠关闭后叶面积开始下降

对美国黄松(*Pinus ponderosa*)的研究中也表明,林分叶面积与林分密度指数之间存在很强的线性关系。 Tumer 等^[19]同样认为,林分密度会影响叶面积,因为密度较高的林分到达其指定最大叶面积所需的时间较 短。由于自然稀疏是森林发展过程中的普遍现象^[20-22],那么在自然稀疏规律下,通过构建生长模型并考虑不 同气候区、不同林分密度对林分叶面积时间趋势的影响,对于准确分析林分叶面积在森林整个发展过程中的 动态变化很有必要。

杉木(*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook.)是我国最重要的速生丰产用材树种之一,也是我国亚热带地区最重要的乡土栽培树种^[23]。第九次全国森林资源清查结果表明,杉木人工林面积达 10 万 km²,占全国人工林总造林面积的 27.23%,蓄积占 32.57%,均居各大人工林树种之首。鉴于杉木在我国森林资源中的重要地位,探究杉木林分叶面积的动态变化规律就显得尤为重要。本研究以亚热带不同气候区杉木人工林为研究对象,分别构建杉木单木叶面积模型和林分密度模型,林分叶面积即为二者的乘积,分析杉木林分叶面积的

动态变化规律,以期为合理经营不同气候梯度杉木人工林提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

试验地分别位于江西省分宜县山下林场(114°39′E,27°44′N),湖北省京山县虎爪山林场(112°53′E, 31°40′N),以及湖南省浏阳市浏阳湖国有林场(113°55′E,28°23′N)。江西和湖南的研究地点属于中亚热带气候,年平均气温分别为17.2℃和17.4℃,年平均降水量分别为1600 mm和1680 mm,土壤类型为黄壤;湖北的 研究地点属于北亚热带气候,年平均气温16.3℃,年平均降水量1179 mm,土壤类型为黄棕壤。

1.2 样地设置

通过空间代替时间法,分别在江西、湖北和湖南选择立地一致或者相似的不同林龄阶段的杉木人工林样地。在江西,分别于 1969 年、1986 年、1993 年、2000 年、2006 年、2012 年和 2015 年造林,于 2017 年在每块样地中伐倒 3 株平均木作为解析木(2015 年造林样地未取解析木);在湖北,分别于 1973 年、1986 年、1996 年、2004 年、2008 年和 2013 年造林,于 2021 年在每块样地中伐倒 3 株平均木作为解析木(1973 年造林样地未取解析木);在湖南,分别于 1987 年、1998 年、2006 年、2009 年和 2016 年造林,并于 2022 年在每块样地中伐倒 3 株平均木作为解析木。每个年龄段设 3 个重复,共 54 块样地,每个样地大小为 20 m×30 m。单木叶面积未用江西 2015 年和湖北 1973 年造林数据,林分密度变化模型分析考虑了所有数据。

1.3 叶面积计算

单木(平均木)叶面积是通过"分层标准枝法"^[24]将树冠平均分成上、中、下三层,然后分别称取各层带叶 活枝的总鲜重。从每一层枝条中选取大小和长度居中、生长良好、叶量中等的3个标准枝并分别称量鲜重,将 标准枝摘叶后,分别称其叶重。然后将每层3个标准枝的叶片混合,称重后带回实验室。在85℃恒温烘24h, 测定标准枝叶鲜重与干重的关系。随后根据树冠每层的叶鲜重,可以计算出每层的叶干重,3层叶干重之和 即为平均木总叶干重。

目前,许多叶面积测量是基于冠层透射率^[25]和反射率^[26-28]。但是基于这些方法得到的投影叶面积没有 考虑重叠的叶片,重叠的叶片也会进行光合作用。因此,本研究中考虑了整个树冠的叶面积。将每株平均木 树冠上、中、下三层各取一部分烘干后的叶样品混合,测量混合样品叶面积后称重,进而得到样品叶干重与叶 面积之间的比例关系。根据平均木的叶干重,将样品叶干重与叶面积的关系外推到全树范围,就可以计算得 到平均木的叶面积。各龄组单木和林分因子统计指标见表1。

1.4 非线性混合效应模型

1.4.1 随机效应参数

本研究考虑不同参数的随机效应组合方式,根据模型评价指标选择最好的模型。

1.4.2 误差项方差协方差结构

用公式(1)来消除数据间的自相关性和异方差性^[29-30]。在本研究中,由于数据间不存在时间序列的自 相关性,故只需考虑异方差性,以指数函数(公式2)、幂函数(公式3)和常数加幂函数(公式4)3种结构形式 消除数据间的异方差性^[31]。

$$R_{i} = \sigma^{2} G_{i}^{0.5} \Gamma_{i} G_{i}^{0.5} \tag{1}$$

$$VarExp(\varepsilon_{ij}) = \sigma^{2}exp(2\lambda x_{ij})$$
⁽²⁾

$$VarPower(\varepsilon_{ij}) = \sigma^2 x_{ij}^{2\lambda}$$
(3)

$$VarConstPower(\varepsilon_{ij}) = \sigma^{2}(\lambda_{1} + x_{ij}^{\lambda_{2}})$$
(4)

式中, R_i 为误差项方差协方差结构; σ^2 为模型误差方差值; G_i 为反映随机效应异方差性的对角矩阵; Γ_i 为描述随机效应自相关性的方差矩阵,本研究中简化为单位矩阵 I_{ni} ; x_{ij} 为被选择的预测变量(Age); λ_{λ} , λ_{1} 和 λ_{2} 为待估参数。

Table 1 Summary statistics of tree (average tree) and stand factors for each age group										
地点 Site	造林时间 Plantation time/a	†间 林分年龄 time/a Stand age/a	树高 Tree height/m		胸径 Diameter at breast height/cm		单木叶面积 Tree leaf area/m ²		每公顷株数 Number of trees per ha/(株/hm ²)	
			均值 Mean	标准差 SD	均值 Mean	标准差 SD	均值 Mean	标准差 SD	均值 Mean	标准差 SD
江西	1969	48	18.56	1.76	23.53	1.67	101.70	29.13	572.00	34.83
	1986	31	15.56	1.06	19.04	1.19	77.42	37.10	827.67	178.00
	1993	24	14.53	1.97	18.12	2.66	54.05	20.82	1067.00	264.58
	2000	17	15.30	0.98	17.22	1.36	51.98	13.16	767.00	100.00
	2006	11	13.26	1.12	12.28	0.43	26.12	10.12	2655.33	236.00
	2012	5	7.36	0.63	8.86	0.44	23.54	2.96	3022.33	434.72
	2015	2	—	—	—	—	—	—	3211.33	318.82
湖北	1973	48	—	_	_	_	—	—	1666.67	536.21
	1986	35	15.86	2.05	20.17	3.68	37.33	18.77	1333.33	428.57
	1996	25	13.21	1.42	16.74	0.93	33.34	10.67	1433.33	116.93
	2004	17	9.25	1.85	11.38	1.32	19.46	8.57	2805.67	526.16
	2008	13	10.11	1.18	11.66	0.52	16.68	7.48	2977.67	419.74
	2013	8	7.45	0.59	9.82	0.53	18.68	5.72	3339.00	422.44
湖南	1987	35	18.57	1.79	18.53	1.83	48.47	7.93	1455.67	198.46
	1998	24	10.37	0.86	14.43	1.00	45.89	9.81	1000.00	109.49
	2006	16	14.06	1.18	15.88	0.82	38.18	13.67	1588.67	108.61
	2009	13	9.54	1.78	11.20	1.95	22.16	16.86	2616.67	592.47
	2016	6	7 74	0.60	8 63	0.76	15 27	3 62	2622.00	151.04

表1 各龄组单木(平均木)因子和林分因子统计指标

PT:造林时间 Plantation time;A:林分年龄 Stand age;H:树高 Tree height;DBH:胸径 Diameter at breast height;LA:单木叶面积 Tree leaf area; N:每公顷株数 Number of trees per ha;SD:标准差 Standard deviation

1.4.3 随机效应方差协方差结构

以广义正定矩阵(General positive-definite matrix)作为随机效应方差协方差结构。以包括3个随机效应参数(b_1 , b_2 , b_3)的方差协方差结构为例,矩阵形式如下所示:

$$D = \begin{bmatrix} \sigma_{b_1}^2 & \sigma_{b_1b_2} & \sigma_{b_1b_3} \\ \sigma_{b_1b_2} & \sigma_{b_2}^2 & \sigma_{b_2b_3} \\ \sigma_{b_1b_3} & \sigma_{b_2b_3} & \sigma_{b_3}^2 \end{bmatrix}$$
(5)

式中,D为随机效应方差协方差结构。

1.5 单木叶面积模型

由于树木的生长速度随树木年龄的增加而变化,即缓慢-旺盛-缓慢-停止,因此反映生长过程的曲线是 一个呈"S"形曲线的生长方程。所以在本研究中我们基于 5 种常用的理论生长方程(Richards, Logistic, Gompertz, Mitscherlich, Korf)和1种经验方程(Weibull)^[24],以样地作为随机效应构建的非线性混合效应模型 来模拟单木叶面积随林龄的变化趋势,6种生长方程形式如下:

Richards:	$y(t) = a (1 - e^{-ct})^{b}$	(6)

Logistic:	$y(t) = \frac{u}{1 + u^{-ct}}$	(7)
	1 + be	

Gompertz:
$$y(t) = ae^{-be^{-ct}}$$
(8)Mitscherlich: $y(t) = a(1 - be^{-ct})$ (9)Korf: $y(t) = ae^{-bt^{-c}}$ (10)

Weibull:
$$y(t) = a(1 - e^{-bt^{c}})$$
(11)

http://www.ecologica.cn

1.6 林分密度模型

林分的叶面积可能受到林分密度变化的影响,因为自疏是森林发育过程中的一种常见现象^[20-22]。在经 历自然稀疏的森林中,林分密度随林龄的变化一般用基于 Shinozaki^[32]植物生长理论的 Logistic 方程(公式 12)来表示。此外,为了评估不同亚热带气候区之间的差异对杉木林分密度的影响,以地区(江西、湖北和湖 南)作为随机效应构建的非线性混合效应模型来模拟林分密度随林龄的变化趋势。

Logistic:
$$N(t) = \frac{a}{1 + be^{-ct}}$$
(12)

式中,N(t)为t年时的每公顷株数;t为林分年龄。

1.7 模型评价与检验指标

分别对单木叶面积模型和林分密度模型进行评价。采用决定系数(R²)、赤池信息准则(AIC)和对数似然 值(Log Likelihood)3个指标对模型的拟合优度进行评价比较,选择模型收敛且拟合精度最高的作为最优混合 模型,即比较 R²、Loglik和 AIC,前两者越大越好,后者越小越好。另外需对不同参数的混合模型进行似然比 检验(LRT),选择差异显著(P<0.05)的模型,避免模型的过参数化问题。同时采用 R²、总相对误差(TRE)和 平均绝对误差(MAE)3个指标对模型的预测能力进行检验,R²越接近于1、TRE和 MAE 越接近于0,则模型的 预测精度越高。具体计算公式如下^[33-34]:

$$R^{2} = 1 - \frac{\sum_{i=1}^{m} \sum_{j=1}^{n_{i}} (y_{ij} - \hat{y}_{ij})^{2}}{\sum_{i=1}^{m} \sum_{j=1}^{n_{i}} (y_{ij} - \bar{y})^{2}}$$
(13)

$$\text{TRE} = \frac{\sum_{i=1}^{m} \sum_{j=1}^{r_i} (y_{ij} - \hat{y}_{ij})}{\sum_{i=1}^{m} \sum_{j=1}^{n_i} \hat{y}_{ij}} \times 100\%$$
(14)

$$MAE = \sum_{i=1}^{m} \sum_{j=1}^{n_i} \frac{|y_{ij} - \hat{y}_{ij}|}{n}$$
(15)

式中, y_{ij} 为第*i*个样地中第*j*株树的观测值; \hat{y}_{ij} 为第*i*个样地中第*j*株树的预测值; \bar{y} 为观测值 *y*的平均值;*m* 为样地数量;*n_i*为第*i*个样地中的林木株树;*n* 为总株树。

1.8 模型检验

采用留一交叉验证(Leave-one-out cross-validation, LOOCV)分别对单木叶面积模型和林分密度模型进行 检验^[35-36]。在单木叶面积模型检验过程中,从全部的 48 块样地中依次取出 1 个样地,用剩余 47 个样地的数 据对模型进行拟合,然后使用估计出来的参数预测取出样地每株树的叶面积,最后使用 144 株树的观测值与 预测值来计算模型检验指标(*R*²、TRE 和 MAE)。林分密度模型检验方式与单木叶面积模型检验相似,区别在 于林分密度模型是以地区作为随机效应,因此留一交叉验证中是抽地区而不是样地,即从全部的 3 个地区中 依次取出 1 个地区,用剩余 2 个地区的数据对模型进行拟合,然后使用估计出来的参数预测取出地区每个样 地的林分密度,最后使用 54 个样地的观测值与预测值来计算模型检验指标(*R*²、TRE 和 MAE)。

此外,模型检验过程中需根据公式(16)采取经验最优线性无偏估计(Empirical best linear unbiased prediction, EBLUP)来计算随机效应参数^[37-39]。

$$\hat{b}_{k} \approx \hat{D} \, \hat{Z}_{k}^{T} \, (\hat{Z}_{k} \, \hat{D} \, \hat{Z}_{k}^{T} + \hat{R}_{k})^{-1} \, \hat{e}_{k} \tag{16}$$

式中, \hat{b}_k 为随机效应向量的最优无偏估计值; \hat{D} 为随机效应方差协方差矩阵的估计值; \hat{Z}_k 为设计矩阵; \hat{Z}_k^T 为

 \hat{Z}_{k} 的转置矩阵; \hat{R}_{k} 为误差项方差协方差矩阵的估计值; \hat{e}_{k} 为观测值减去用固定效应参数计算的预测值。 **1.9** 林分叶面积动态变化规律

在自然稀疏法则下,林分叶面积即为单木叶面积与林分密度的乘积:

$$Y(t) = y(t)N(t)$$
(17)

式中,Y(t)为t年时的林分叶面积。

本研究中所有的建模和参数计算过程均在 R 软件中实现,主要使用"nlme"包。

2 结果与分析

2.1 单木叶面积模型

在 6 种生长方程中分别考虑不同参数的随机效应组合方式,每个生长方程有 7 种组合方式(a、b、c、ab、ac、bc 和 abc),共有 42 种,其中 11 种收敛。根据模型评价指标选择最好的模型,拟合结果见表 2(表中只展示 了收敛的模型)。可以看出,Logistic 生长方程中将随机效应加在参数 a 上拟合效果最好(*R*²和 Loglik 最大, AIC 最小)。

Comparison of tree leaf area model results with different random effect parameters based on each growth equation Table 2 生长方程 随机参数 R^2 AIC dfLoglik Growth equation Random parameter Richards 不收敛 Logistic 5 0.81 1250.78 -620.39 a 7 0.53 1269.35 -627.67 a, c a, b, c 10 0.81 1260.78 -620.39 5 Gompertz a 0.81 1254.51 -622.267 0.81 1258.51 -622.25a, b 7 0.81 1258.49 -622.24a, c 5 Mitscherlich 0.81 1260.27 -625.13 a 5 0.35 1278.01 -634.00b 5 Korf а 0.81 1272.46 -631.23a, b 7 0.81 1276.49 -631.24 5 -623.89 Weibull a 0.81 1257.77

表 2 基于各生长方程考虑不同随机效应参数的单木叶面积模型拟合结果比较

R²:决定系数 Coefficient of determination; AIC: 赤池信息准则 Akaike Information criterion; Loglik: 对数似然值 Log Likelihood

随后比较基于预测变量(Age)考虑以指数函数、幂函数和常数加幂函数3种结构消除数据间的异方差, 拟合结果见表3。3种异方差结构中常数加幂函数的AIC值最小,Loglik最大,但是不考虑异方差(未加权)时 *R*²比考虑(常数加幂函数)时大0.11。因此本研究中对考虑(常数加幂函数)(模型18)和不考虑异方差(模型 18 中 G_i为单位矩阵)的两种情况分别进行检验,以检验精度较高的作为单木叶面积的最终模型。

$$\begin{cases} LA_{\text{tree}}(t) = \frac{(a+u)}{1+be^{-ct}} + \varepsilon_{ij} \\ \varepsilon_{ij} = (\varepsilon_{i1}, \cdots, \varepsilon_{in_i})^T \sim N(0, R_i = \sigma^2 G_i^{0.5} \Gamma_i G_i^{0.5}) \\ G_i = \text{diag}(\lambda_1 + x_{i1}^{\lambda_2}, \cdots, \lambda_1 + x_{in_i}^{\lambda_2}) \\ \Gamma_i \sim I_{n_i} \end{cases}$$
(18)

式中,LA_{tree}(t)为t年时的单木叶面积;u为随机效应参数。

2.2 林分密度模型

在 Logistic 方程中考虑不同参数的随机效应组合方式,共有 7 种组合方式(a、b、c、ab、ac、bc 和 abc),全部

收敛。根据模型评价指标选择最好的模型, 拟合结果见表4。可以看出, 将随机效应加在 a、b 或 c 上拟合效果 一致, 表现最好(*R*²和 Loglik 最大, AIC 最小), 本研究中选择将随机效应加在 a 上的模型。

Table 3 Comparison of model	results with dif	ferent variance st	ructures based o	n Logistic tree lea	af area equation	n
	16			林龄 Age		
Heteroscedasticity structure	af	R^2	AIC	Loglik	LRT	Р
无 None	5	0.81	1250.78	-620.39		
指数函数 Exponential function	6	0.62	1216.74	-602.37	36.04	< 0.0001
幂函数 Power function	6	0.49	1218.83	-603.42		
常数加幂函数 Constant plus power function	7	0.70	1211.16	-598.58	7.57	0.0059

表 3 基于 Logistic 的单木叶面积方程考虑异方差结构的模型拟合结果比较

LRT:似然比检验 Likehood Ratio Test

	表 4	基于 Logistic フ	方程考虑不同随	自机效应参数的	林分密度模	型拟合结果比较	Ž	
Table 4	Comparison	of stand densit	y model result	s with different	random effe	ect parameters	based on	Logistic

生长方程 Growth equation	随机参数 Random parameter	df	R^2	AIC	Loglik
Logistic	a	5	0.60	855.59	-422.80
	b	5	0.60	855.59	-422.80
	с	5	0.60	855.59	-422.80
	a, b	7	0.60	859.59	-422.80
	а, с	7	0.60	859.59	-422.80
	b, c	7	0.60	859.59	-422.80
	a, b, c	10	0.60	865.59	-422.80

随后比较基于预测变量(Age)考虑以指数函数、幂函数和常数加幂函数3种结构消除数据间的异方差, 拟合结果见表5。以不考虑异方差(未加权)的林分密度模型效果最佳(*R*²最大,AIC 最小),同时 LRT 检验表 明,以幂函数作为异方差结构和不考虑异方差结构没有显著差异(*P*=0.3552)。因此选择以地区作为随机效 应因子,将随机效应加在 Logistic 方程的 a 参数上,且不考虑异方差结构的模型(19)作为林分密度模型的最 优模型。另外,图2表明,林分密度随着林龄的增长而降低。

$$\begin{cases} N(t) = \frac{(a+u)}{1+be^{-ct}} + \varepsilon_{ij} \\ \varepsilon_{ij} = (\varepsilon_{i1}, \cdots, \varepsilon_{in_i})^T \sim N(0, R_i = \sigma^2 G_i^{0.5} \Gamma_i G_i^{0.5}) \\ G_i \sim I_{n_i} \\ \Gamma_i \sim I_{n_i} \end{cases}$$
(19)

表 5 基于 Logistic 的林分密度方程考虑异方差结构的模型拟合结果比较

···· · · · · · · · · · · · · · · · · ·				8				
	10	林龄 Age						
Heteroscedasticity structure	df	R^2	AIC	Loglik	LRT	Р		
无 None	5	0.60	855.59	-422.80				
指数函数 Exponential function	6	0.60	857.59	-422.79				
幂函数 Power function	6	0.59	856.74	-422.37	0.85	0.3552		
常数加幂函数 Constant plus power function	7	0.59	858.74	-422.37				

Table 5 Comparison of model results with different variance structures based on Logistic stand density equation

2.3 模型评价

表 6 分别给出了单木叶面积混合模型(考虑和不考虑异方差)和林分密度混合模型(不考虑异方差)的固

定参数估计值、随机效应方差和误差方差值、异方差的 参数估计值,以及各模型的评价指标。

2.4 模型检验

本研究用留一交叉验证法对模型进行检验,利用观测值与预测值计算各项检验指标并进行比较。从表 7 可以看出:在单木叶面积模型中,不管是否考虑异方差, 样地水平都比总体平均水平(Population averaged level, PA)(是指模型中形式参数只含固定效应部分,所有随 机效应参数值默认为 0)预测精度高,不考虑异方差的 模型样地水平预测精度更高,另外从残差图(图 3)也可 以看出以常数加幂函数作为异方差结构时模型中的异 方差仍然存在,消除异方差并不明显。因此在不影响精 度的情况下,为了使模型更加简单,最终以不考虑异方 差结构(未加权,模型 18 中 *G*_i为单位矩阵)的混合模型

Tabla 6



(样地水平)作为单木叶面积的最终模型。在林分密度模型中,从残差图(图4)可以看出以幂函数作为异方 差结构和不考虑异方差结构残差图效果相似,均未见很明显的异方差现象。另外在不考虑异方差时地区水平 与总体平均水平预测精度一致,因此最终以不考虑异方差结构的混合模型(总体平均水平,模型19中 u 为0) 作为林分密度的最终模型。

Table 0 - Tatameter countaits and evaluation indexes for the feat area model and stand density model									
而日	<i>会 */a</i>	单木叶面积	Tree leaf area	林分密度 Stand density					
项目 Item	変成 Parameter	不考虑异方差	考虑异方差	不考虑异方差					
nom	1 diameter	No heteroscedasticity	Heteroscedasticity	No heteroscedasticity					
固定效应参数	a	54.0532	46.0777	-1882.1028					
Fixed effect parameter	b	5.2055	3.4421	-1.4921					
	с	0.1550	0.1624	-0.0161					
随机效应方差 Random effect variance	σ_a^2	460.3701	284.0192	4.78×10^{-4}					
误差方差 Error variance	σ^2	197.3981	0.4367	3.70×10 ⁵					
异方差 Heteroscedasticity	λ_1	—	2.12×10 ⁻⁷	_					
	λ_2	—	1.0199	_					
评价指标 Evaluation index	R^2	0.81	0.70	0.60					
	AIC	1250.78	1211.16	855.59					
	Loglik	-620.39	-598.58	-422.80					
随机效应方差 Random effect variance 误差方差 Error variance 异方差 Heteroscedasticity 评价指标 Evaluation index	σ_a^2 σ^2 λ_1 λ_2 R^2 AIC Loglik	460.3701 197.3981 0.81 1250.78 -620.39	284.0192 0.4367 2.12×10 ⁻⁷ 1.0199 0.70 1211.16 -598.58	4.78×10 ⁻⁴ 3.70×10 ⁵ 0.60 855.59 -422.80					

表 6	单木叶面积模型和林分密度模型参数估计值和评价指标

avaluation indexes for tree leaf area model and stand density model

表 7 单木叶面积模型和林分密度模型检验

Table 7	Validation	for	tree	leaf	area	model	and	stand	density	model

模型	异方差	水平	留一交叉验证 Leave-one-out cross-validation				
Model	Heteroscedasticity	Level	R^2	TRE/%	MAE		
单木叶面积	不考虑	总体平均水平	0.32	0.31	15.62		
Tree leaf area		样地水平	0.62	0.14	11.85		
	考虑	总体平均水平	0.24	0.42	15.76		
		样地水平	0.52	0.23	11.69		
林分密度	不考虑	总体平均水平	0.57	0.09	522.61		
Stand density		地区水平	0.57	0.09	522.61		

TRE:总相对误差 Total relative error; MAE:平均绝对误差 Mean absolute error





Fig.3 Residual plots for the tree leaf area mixed model of weighted and unweighted





2.5 林分叶面积动态变化规律

将单木叶面积生长模型与林分密度模型相乘得到林分叶面积动态变化模型(20)。结果表明,林分叶面积动态变化呈单峰形式,幼龄阶段增长较快,达到峰值

后迅速下降,之后下降幅度减少(图5)。在19年时林 分叶面积达到峰值,最大值为81319.68 m²/hm²。

$$LA_{\text{stand}}(t) = LA_{\text{tree}}(t) \times N(t)$$
(20)
式中, LA_{\text{stand}}(t)为t年时的林分叶面积(m²/hm²)。

3 讨论

目前对叶面积的研究很多,但是多数研究主要集中 在构建叶面积的预测模型,例如通过叶长、叶宽和叶厚 等指标来估算单叶的叶面积^[40],或者基于一系列测树 因子构建异速生长方程来预测单木或整个林分的叶面 积^[41],很少有研究关注叶面积的动态变化过程。另外, 已有的研究主要关注了叶面积指数的季节动态变



化^[42-43],对树木或林分整个生长周期叶面积动态变化研究较少。Jagodzinski 和 Kalucka^[44]基于 6 个樟子松 (*Pinus sylvestris* var. *mongholica* Litv.)林分的时序数据来探究叶面积指数与林龄的关系。Clough 等^[45]的研究 结果表明,叶面积指数随着林龄的增长而减小,从幼龄林的 4.9 到老龄林的 3.3 不等。Zheng 等^[46]认为,幼龄 林的叶面积指数高于成熟林。虽然上述研究都表明林龄对叶面积指数有影响,但都没有模拟叶面积(叶面积 指数)随林龄的动态变化过程。

另外,近年来由于光学仪器的普及以及测量省时省力等优点,研究者普遍用植物冠层分析仪(如 LAI-2000)测量得到的数据来研究植物叶面积(叶面积指数)。但是有研究表明,诸如 LAI-2000 测量的叶面积指数值小于实际叶面积指数,并且可能通过生物量分配随林分发展的变化而影响被低估的程度^[44]。本研究通过对杉木人工林样地中取解析木的方式直接测量叶面积,虽然测量难度较大,成本较高,但是测量结果比用光学仪器间接测量叶面积要更加精确。研究基于最优单木叶面积动态变化模型,并结合最优林分密度模型,最终模拟出杉木林分叶面积动态变化过程,进而探究林分叶面积的动态变化规律。

根据 Ogawa 等^[6]的研究,林分密度将在树木生长后期由于自疏而降低,随着自疏化的发生,产生了未被 占用的空间,那么保留下来的树木就可以伸展更多的枝条,长出更多的叶子,这就意味着林分叶面积(叶生物 量)随着林冠郁闭而到达顶峰后,林分内株树开始减少,但保留木的平均单株叶面积(叶生物量)随着林分的 发育而增加,那么就有理由认为林分叶面积(叶生物量)大致保持不变。而在另一个趋势中,由于养分吸收减 少^[47],树冠受损面积增加^[48-49],树木死亡率增加^[12],林分叶面积(叶生物量)在林分整个发展过程中只出现 一次顶峰后下降^[12-13]。

但是两种假设都缺乏数学或理论基础。由于木本植物物种寿命较长,需要林分生长模型来阐明驱动森林 系统动态的机制。此外,在不同气候条件、不同林分密度下,林分叶面积(叶生物量)也是不同的^[47,50-51]。 Ogawa^[22]利用柳杉(*Cryptomeria japonica* D. Don (sugi))的一个样地数据和日本扁柏(*Chamaecyparis obtusa* (Zieb. et Zucc.) Endl.)的两个样地数据,在考虑自然稀疏的前提下,从数学分析的角度得出结论,认为林分叶 生物量达到顶峰后保持不变的可能性比较小,而是更倾向于减少。之后 Ogawa^[52]对模型进行了修正,发现林 分叶生物量达到峰值后先保持不变,随后出现两种情况,增加后再减少或者在林分完全郁闭后单调递减。然 而以上这两个研究的数据量较小,而且仅限于单个研究区域,研究所得的结论有待商榷。

本研究在考虑自然稀疏的前提下,基于3个研究地区,从理论模型的角度得出与第二种假设趋势一致的 结论,即杉木林分叶面积呈单峰型。造成叶面积(叶面积指数)不同动态变化趋势以及达到峰值的时间或峰 值大小与很多因素有关,例如树种、林龄、林分密度和气候条件等都会对此造成影响。Jagodzinski和

Kalucka^[44]研究表明,叶面积指数的大小和动态变化趋势与林龄和林分密度密切相关(P<0.0001)。Vose 等^[53]指出,较快的生长速度和温暖的气候条件将导致冠层更早关闭,而缺氮和干旱环境中的水分亏缺会限制叶面积的生长,同时不同树种的叶面积指数随时间的变化差异较大。本研究结果表明杉木人工林林分叶面积在19年时达到峰值(冠层闭合),与杉木人工林的成熟年龄基本一致。由于林分叶面积为单木叶面积与林分密度的乘积,在林分叶面积达到峰值时,单木叶面积还在持续增加(图6),因此林分叶面积下降可能是由于林分密度下降引起的。



Fig.6 Trend in individual tree leaf area with stand age

4 结论

本研究在考虑林分自然稀疏的前提下从林分生长



http://www.ecologica.cn

模型的角度证明了杉木林分叶面积动态变化呈单峰型,而非达到顶峰后保持不变,同时也表明林分叶面积达 到顶峰后下降是由于林分密度的降低引起的。由于林分叶面积与林分蓄积生长量之间存在较强的线性相关 关系,林分叶面积减少,使得光吸收量减少进而导致光合作用减弱,最终导致林分生长量的减少。因此,在森 林经营管理中可以考虑通过一系列经营措施(如疏伐)使林分叶面积下降时间推迟或延缓,使林分在较长的 一段时间内保持较高的生产量,从而获得更大的生态和经济效益。

参考文献(References):

- [1] 盛炜彤. 中国人工林及其育林体系. 北京: 中国林业出版社, 2014.
- [2] Li Q Y, Lu X J, Wang Y P, Huang X, Cox P M, Luo Y Q. Leaf area index identified as a major source of variability in modeled CO₂ fertilization. Biogeosciences, 2018, 15(22): 6909-6925.
- [3] Gower S T, Reich P B, Son Y. Canopy dynamics and aboveground production of five tree species with different leaf longevities. Tree Physiology, 1993, 12(4): 327-345.
- [4] Pretzsch H, Biber P, Schütze G, Uhl E, Rötzer T. Forest stand growth dynamics in Central Europe have accelerated since 1870. Nature Communications, 2014, 5: 4967.
- [5] Fan H B, Wu J P, Liu W F, Yuan Y H, Hu L, Cai Q K. Linkages of plant and soil C: N: P stoichiometry and their relationships to forest growth in subtropical plantations. Plant and Soil, 2015, 392(1): 127-138.
- [6] Ogawa K, Adu-Bredu S, Yokota T, Hagihara A. Leaf biomass changes with stand development in hinoki cypress (*Chamaecyparis obtusa*[Sieb. et Zucc.]Endl.). Plant Ecology, 2010, 211(1): 79-88.
- [7] Innes J C, Ducey M J, Gove J H, Leak W B, Barrett J P. Size density metrics, leaf area, and productivity in eastern white pine. Canadian Journal of Forest Research, 2005, 35(10): 2469-2478.
- [8] Coker G W R. Leaf Area Index in Closed Canopies: an indicator of site quality. Christchurch: University of canterbury school of forestry, 2006.
- [9] Shi K, Cao Q V. Predicted leaf area growth and foliage efficiency of loblolly pine plantations. Forest Ecology and Management, 1997, 95(2): 109-115.
- [10] Kira T, Shidei T. Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the Western Pacific. Japanese Journal of Ecology, 1967, 17: 70-87.
- [11] Odum E P. The Strategy of Ecosystem Development: An understanding of ecological succession provides a basis for resolving man's conflict with nature. Science, 1969, 164(3877): 262-270.
- [12] Ryan M G, Binkley D, Fownes J H. Age-related decline in forest productivity: pattern and process. Advances in Ecological Research, 1997, 27: 213-262.
- [13] Ryan M G, Binkley D, Fownes J H, Giardina C P, Senock R S. An experimental test of the causes of forest growth decline with stand age. Ecological Monographs, 2004, 74(3): 393-414.
- [14] Saint-Andre L, Mbou A, Mabiala A, Mouvondy W, Jourdan C, Roupsard O, Deleporte P, Hamel O, Nouvellon Y. Age-related equations for above- and below-ground biomass of a *Eucalyptus* hybrid in Congo. Forest Ecology and Management, 2005, 205(1/2/3): 199-214.
- [15] Wutzler T, Wirth C, Schumacher J. Generic biomass functions for Common beech (*Fagus sylvatica*) in Central Europe: predictions and components of uncertainty. Canadian Journal of Forest Research, 2008, 38(6): 1661-1675.
- [16] Genet A, Wernsdörfer H, Jonard M, Pretzsch H, Rauch M, Ponette Q, Nys C, Legout A, Ranger J, Vallet P, Saint-André L. Ontogeny partly explains the apparent heterogeneity of published biomass equations for *Fagus sylvatica* in central Europe. Forest Ecology and Management, 2010, 261(7): 1188-1202.
- [17] Forrester D I, Tachauer I H H, Annighoefer P, Barbeito I, Pretzsch H, Ruiz-Peinado R, Stark H, Vacchiano G, Zlatanov T, Chakraborty T, Saha S, Sileshi G W. Generalized biomass and leaf area allometric equations for European tree species incorporating stand structure, tree age and climate. Forest Ecology and Management, 2017, 396: 160-175.
- [18] O'Hara K L. Dynamics and stocking-level relationships of multi-aged ponderosa pine stands. Forest Science, 1996, 42(suppl_2): a0001-34.
- [19] Turner D P, Acker S A, Means J E, Garman S L. Assessing alternative allometric algorithms for estimating leaf area of Douglas-fir trees and stands. Forest Ecology and Management, 2000, 126(1): 61-76.
- [20] Perry D A, Oren R, Hart S C. Forest Ecosystems. Baltimore, Maryland: The Johns Hopkins University Press, 2008.
- [21] Zhang X Q, Cao Q V, Duan A G, Zhang J G. Self-thinning trajectories of Chinese fir plantations in southern China. Forest Science, 2016, 62(6): 594-599.
- [22] Ogawa K. Modeling age-related leaf biomass changes in forest stands under the assumptions of the self-thinning law. Trees, 2017, 31(1): 165-172.
- [23] Zhang X Q, Duan A G, Zhang J G. Tree biomass estimation of Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) based on Bayesian method. PLoS One, 2013, 8(11): e79868.
- [24] 孟宪宇. 测树学. 3 版. 北京: 中国林业出版社, 2006.
- [25] Lang A R G. Simplified estimate of leaf area index from transmittance of the Sun's beam. Agricultural and Forest Meteorology, 1987, 41(3/4):

179-186.

- [26] Buermann W, Dong J R, Zeng X B, Myneni R B, Dickinson R E. Evaluation of the utility of satellite-based vegetation leaf area index data for climate simulations. Journal of Climate, 2001, 14(17): 3536-3550.
- [27] Lee K S, Cohen W B, Kennedy R E, Maiersperger T K, Gower S T. Hyperspectral versus multispectral data for estimating leaf area index in four different biomes. Remote Sensing of Environment, 2004, 91(3): 508-520.
- [28] Stenberg P, Rautiainen M, Manninen T, Voipio P, Smolander H. Reduced simple ratio better than NDVI for estimating LAI in Finnish pine and spruce stands. Silva Fennica, 2004, 38(1): 3-14.
- [29] Calama R, Montero G. Interregional nonlinear height-diameter model with random coefficients for stone pine in Spain. Canadian Journal of Forest Research, 2004, 34(1): 150-163.
- [30] Trincado G, Burkhart H E. A generalized approach for modeling and localizing stem profile curves. Forest Science, 2006, 52(6): 670-682.
- [31] Pinheiro J C, Bates D M. Mixed-Effects Models in S and S-PLUS. New York, NY: Springer New York, 2000.
- [32] Shinozaki K. Logistic theory of plant growth. Kyoto: Kyoto University, 1961.
- [33] 李凤日.长白落叶松人工林树冠形状的模拟.林业科学,2004,40(5):16-24.
- [34] 张雄清, 雷渊才, 陈新美. 林分断面积组合预测模型权重确定的比较. 林业科学, 2011, 47(7): 36-41.
- [35] Nord-Larsen T, Meilby H, Skovsgaard J P. Site-specific height growth models for six common tree species in Denmark. Scandinavian Journal of Forest Research, 2009, 24(3): 194-204.
- [36] Timilsina N, Staudhammer C L. Individual tree-based diameter growth model of slash pine in *Florida* using nonlinear mixed modeling. Forest Science, 2013, 59(1): 27-37.
- [37] Yang Y Q, Huang S, Meng S X, Trincado G, VanderSchaaf C L. A multilevel individual tree basal area increment model for aspen in boreal mixedwood stands. Canadian Journal of Forest Research, 2009, 39(11): 2203-2214.
- [38] Yang Y Q, Huang S. Comparison of different methods for fitting nonlinear mixed forest models and for making predictions. Canadian Journal of Forest Research, 2011, 41(8): 1671-1686.
- [39] Fu L Y, Zeng W S, Zhang H R, Wang G X, Lei Y C, Tang S Z. Generic linear mixed-effects individual-tree biomass models for *Pinus massoniana* in Southern China. Southern Forests: a Journal of Forest Science, 2014, 76(1): 47-56.
- [40] 彭曦, 闫文德, 王光军, 赵梅芳. 杉木叶形态特征与叶面积估算模型. 生态学报, 2018, 38(10); 3569-3580.
- [41] 谢贤胜,卢峰,杨元征,罗蔚生,徐占勇,苏宏新.广西桉树人工林叶面积指数的估测及其校正.生态学报,2022,42(11):4451-4462.
- [42] 陈厦, 桑卫国. 暖温带地区 3 种森林群落叶面积指数和林冠开阔度的季节动态. 植物生态学报, 2007, 31(3): 431-436.
- [43] 苏宏新, 白帆, 李广起. 3 类典型温带山地森林的叶面积指数的季节动态: 多种监测方法比较. 植物生态学报, 2012, 36(3): 231-242.
- [44] Jagodziński A M, Kałucka I. Age-related changes in leaf area index of young Scots pine stands. Dendrobiology, 2008, 59: 57-65.
- [45] Clough B, Tan D T, Phuong D X, Buu D C. Canopy leaf area index and litter fall in stands of the mangrove *Rhizophora apiculata* of different age in the Mekong Delta, Vietnam. Aquatic Botany, 2000, 66(4): 311-320.
- [46] Zheng Y, Zhao Z, Zhou J J, Zhou H, Liang Z S, Luo Z B. The importance of slope aspect and stand age on the photosynthetic carbon fixation capacity of forest: a case study with black locust (*Robinia pseudoacacia*) plantations on the Loess Plateau. Acta Physiologiae Plantarum, 2011, 33 (2): 419-429.
- [47] Schulze E D, Schulze W, Koch H, Arneth A, Bauer G, Kelliher F M, Hollinger D Y, Vygodskaya N N, Kusnetsova W A, Sogatchev A, Ziegler W, Kobak K I, Issajev A. Aboveground biomass and nitrogen nutrition in a chronosequence of pristine Dahurian *Larix* stands in eastern *Siberia*. Canadian Journal of Forest Research, 1995, 25(6): 943-960.
- [48] Putz F E, Parker G G, Archibald R M. Mechanical abrasion and intercrown spacing. American Midland Naturalist, 1984, 112(1): 24.
- [49] Long J N, Smith F W. Volume increment in *Pinus contorta* var. *latifolia*: the influence of stand development and crown dynamics. Forest Ecology and Management, 1992, 53(1/2/3/4): 53-64.
- [50] Luo T X, Neilson R P, Tian H Q, Vörösmarty C J, Zhu H Z, Liu S R. A model for seasonality and distribution of leaf area index of forests and its application to China. Journal of Vegetation Science, 2002, 13(6): 817-830.
- [51] Shaiek O, Loustau D, Trichet P, Meredieu C, Bachtobji B, Garchi S, EL Aouni M H. Generalized biomass equations for the main aboveground biomass components of maritime pine across contrasting environments. Annals of Forest Science, 2011, 68(3): 443-452.
- [52] Ogawa K. Mathematical consideration of the age-related decline in leaf biomass in forest stands under the self-thinning law. Ecological Modelling, 2018, 372; 64-69.
- [53] Vose J M, Swank W T. Assessing seasonal leaf area dynamics and vertical leaf area distribution in eastern white pine (*Pinus strobus* L.) with a portable light meter. Tree Physiology, 1990, 7(1/2/3/4); 125-134.