

不等周期长度的天然林单木枯损建模分析与方法比较

许芳泽¹ 向 玮^{*}

(1.北京林业大学 北京 10083)

摘 要:【目的】树木的死亡是森林生态系统动态变化中的关键组成部分,直接影响着森林的结构、组成和功能。准确理解并模拟树木死亡过程,对评估森林的可持续性及其生态服务功能至关重要。然而,树木的死亡过程复杂多样,受到多种内在和外在因素的共同影响,这使得其成为森林生态学中最难以精确预测的现象之一。尤其是在基于不均匀测量间隔的多期固定样地数据的背景下,树木死亡的预测和建模面临着诸多挑战。为了更好地理解和模拟这一现象,本研究采用了几种常见的单木枯损模型的建模策略,旨在提升单木模型的预测精度。【方法】基于中国东北地区云冷杉针叶混交林的 20 年的固定样地监测数据,探讨了如何在不均匀的复测周期和层次化数据结构的条件下,对单木枯损进行有效建模。研究考虑了影响枯损模型的三个要素:(1) 不同的模型形式(包括常用的 Logit 函数和 Gompit 函数);(2) 对不均匀测量周期的不同调整方法(包括年化法、协变量法和周期暴露法);(3) 不同的数据结构(即传统的非重叠非递减数据结构与时间序列重叠的多重组合数据结构)。【结果】表明:(1) 在模型形式的选择方面, Gompit 函数相较于常用的 Logit 函数表现出更好的拟合优度, Gompit 函数的累积概率分布特性更能捕捉单木枯损过程中潜在的非线性关系,从而提供更为准确的模型预测。(2) 不同的周期长度调整方法中:尽管年化法在传统数据结构下能够生成明显的 U 型死亡率曲线,这种方法的实际预测结果并不可靠。协变量法则通过引入额外的变量来调整不同周期的影响,尽管其在某些情况下能够改善模型的拟合效果,但在应对复杂数据结构时仍显得不足。相比之下,周期暴露法(Gompit-exposure)在处理多重组合数据结构时表现出更为显著的优势,其拟合优度明显优于其他两种方法,是提高单木枯损模型建模准确性的重要策略。(3) 数据结构方面:尽管多重组合数据结构在拟合优度上略有提升,但并未显著提高模型的预测能力。这一结果提示,样本量的增加虽然能够增强模型的拟合效果,但也可能导致预测结果的变异来源增多,反而不利于模型的精确预测。【结论】本研究通过比较不同的单木枯损建模策略,探讨了如何在不均匀周期长度和复杂观测数据的条件下提升模型的预测精度。研究结果显示:基于 Gompit-exposure 的混合效应模型是一种稳健且准确的建模方法,能够在处理具有复杂数据结构的森林样地数据时,提供更好的单木枯损模拟与预测能力。这一发现为天然林中不等周期长度的单木枯损与其他类似的生态现象的建模策略提供了理论依据。**关键词:** 天然林; 单木枯损; 周期长度; Logit 回归; Gompit 回归

中图分类号

文献标识码:

文章编号:

Modeling Analysis and Method Comparison for Individual Tree Mortality in Natural Forests with Irregular Interval Lengths

Xu Fangze¹ Xiang Wei^{1*}

(1. Beijing Forestry University Beijing 10083)

Abstract:【Objective】Tree mortality is a critical component of forest ecosystem dynamics, directly affecting forest structure, composition, and function. Understanding and accurately modeling tree mortality processes are essential for assessing forest sustainability and ecological services. However, due to the complexity of factors influencing tree mortality, it remains one of the most challenging phenomena to predict. In the context of multi-period fixed plot data with irregular measurement intervals, this study adopts several commonly used individual tree mortality modeling strategies to improve prediction accuracy. 【Method】Using 20 years of monitoring data from fixed plots in a mixed conifer forest in northeastern China, we explored effective modeling of tree mortality under conditions of irregular measurement intervals and hierarchical data structures. The study examined three key factors: model form (Logit and Gompit functions), adjustment methods for interval length (annualization, covariate adjustment, and exposure), and data structure (traditional non-overlapping versus multi-combination data structures). 【Result】The results showed that the Gompit function provides better fit than the Logit function by capturing potential nonlinear relationships in mortality. Among interval adjustment methods, the exposure approach (Gompit-exposure) performed best with multi-combination data, offering significantly improved model fit. In contrast, while multi-combination data structures slightly improved fit, they did not enhance predictive accuracy, indicating that increased s

ample size can sometimes add prediction variance. 【Conclusion】 This study concludes that the Gompit-exposure mixed-effects model is a robust and accurate approach, offering improved simulation and predictive capability for single-tree mortality in complex forest plot data. This finding provides a theoretical basis for modeling irregular interval-length mortality and similar ecological phenomena in natural forests.

Key words: Natural forest; individual tree mortality; interval length; logistic; Gompit..

在基于多期数据的单木层面森林生长模型中,对单木枯损的模拟是最复杂且不易精确的部分。正如 Dennis 等(1985)指出的,生命现象具有内在的随机性和不确定性,因此,在基于个体的死亡率模型中,总是存在大量未解释的变异。不同的建模方法可能会引入额外、难以量化的变异来源,这进一步增加了死亡率建模的难度。目前,二项逻辑回归是应用最广泛的死亡率统计模型(Weiskittel *et al.*, 2011),其因具有完善的假设检验框架和概率预测功能,成基于个体建模的常用方法。由于树木死亡率的时间和空间变异性,一般将其视为一个概率过程,使用固定样地的多期数据来进行建模。然而,在对固定样地的多期复测数据进行建模时,面临三个主要问题:(1)难以精确确定死亡发生的时间;(2)不同复测周期长度间的数据标准化问题;(3)如何量化并检验死亡率的关键驱动因素及其统计意义。考虑到树木死亡的概率随复测周期的增加而提高,在建立模型时应当将周期长度纳入分析。在基于个体的树木死亡率数据中,测量周期和数据来源往往存在显著差异,导致观测周期(或暴露时间)不等(Gelman and Hill, 2006)。大部分死亡率研究依赖不同测量间隔的数据,这种不等长的生长周期给拟合生长和死亡模型带来一定困难,因为需将观测到的生长率和死亡率调整到统一的时间长度(通常为1年或5年)。此外,死亡率作为一种罕见事件,检测的观察期必须足够长,以减少预测结果假阴性,因此处理不等周期长度的数据需要对个体死亡概率随时间变化的核心假设有更深入的理解或关键假设(张雄清等, 2009; Pogoda *et al.*, 2019)。

近年来,确定天然林中树木死亡的核心因素成为生态学中的长期研究方向,树木的死亡模式往往受到多重因素的相互作用(李俊杰, 2020; 向玮等, 2008; Nyland, 1996)。已有的研究揭示了影响树木死亡率的多种关键变量,但这些变量对死亡率的影响可能在很大程度上依赖于具体的评估方法。单木枯损通常被分为密度依赖型和密度非依赖型(Dennis *et al.*, 2006),然而,区分密度依赖性和环境因素对树木死亡率的影响并不简单,这主要是因为针对单木枯损的模拟多基于缺乏生理或经验基础的简单假设(Bircher *et al.*, 2015)。近年来,许管近年已有很多研究基于单木生长数据对树木的枯损现象进行了模拟和解释,试图探明天然林中树木死亡的主要驱动因素(Hartmann *et al.*, 2007年; Das *et al.*, 2011; Cailler *et al.*, 2014; Anderegg *et al.*, 2015; Cailleret *et al.*, 2016; Hülsmann *et al.*, 2018; Weiskittel *et al.*, 2020),但由于数据来源、建模方法、样本量和复测周期的差异,准确地模拟天然林中单木生长与死亡率之间的关系是一项复杂挑战(Wunder *et al.*, 2008; 赵俊卉, 2010)。

本文旨在比较不同方法在调整测量周期长度差异和处理数据层次结构方面的效果,同时对比不同的数据结构与模型形式,以确定最适用于不等步长调查周期的天然林单木死亡率模型。具体而言,本研究关注以下科学问题:(1)评估不同模型在适应周期长度差异和数据层次结构方面的表现;(2)探索并对比基于不同数据结构的建模方法,以更有效地识别树木死亡率的主要驱动因素。

1 研究区概况

研究区隶属于吉林省延边朝鲜族自治州的金沟岭林场(43° 7' ~43° 52' N, 129° 60' ~131° 35' E),海拔300~1200 m,山坡坡度多在5°~25°,低山丘陵盆地地貌,季风性气候,年日照时长约为2360 h,年无霜期达130 d,年均温约为10℃,年降水量约为650 mm。土壤类型属于中低山灰化土棕壤。天然云冷杉针阔混交次生林是该地区主要的森林类型[15],该森林类型植被丰富,常见针叶树种有鱼鳞云杉(*Picea jezoensis*)、红皮云杉(*Picea koraiensis*)、臭冷杉(*Abies nephrolepis*)及红松(*Pinus koraiensis*);常见阔叶树种有色木槭(*Acer mono*)、枫桦(*Betula costata*)、山杨(*Populus davidiana*)、紫椴

(*Tilia amurensis*)、水曲柳 (*Fraaxinus mandshuria*)、青楷槭 (*Acer tegmentosum*)、花楷槭 (*Acer ukuru nduense*)；常见灌木有暴马丁香 (*Syringa reticulate*)、刺五加 (*Acanthopanaxsenticousus*)、榛子 (*Corulus heterophylla*)；草本有宽叶薹草 (*Carex siderosticra*)、山芹菜 (*Spuriopimpinella brachycarpa*) 等。

2 研究方法

2.1 样地设置

数据来自吉林省汪清林业局金沟岭林场 2000—2022 年检查法 I 大区 5 个小区的 106 块固定样地，样地面积为 0.04 hm²。记录样地中胸径不小于 5 cm 林木的树种名称、胸径、株数以及树的状态（活或死），基于这些测量结果，计算了包括密度（N）、林分断面积（BA）以及林分平均直径（dg）。这些样地分别经历了 3 到 6 次重新测量，测量周期从 2 年到 12 年不等。地具体统计信息如表 1 所示。

表 1 研究样地基本概况

Tab. 1 Basic characteristics of the three sampling plots

小区	样地数	坡度 (°)	海拔 (米)	胸高断面积 (平方米/公顷)	林分株数密度 (每公顷株数)
1	19	12	657 - 787	21.1 ± 8.1	983 ± 382
2	23	12	648 - 796	15.4 ± 5.9	888 ± 366
3	22	10	711 - 770	13.9 ± 4.7	792 ± 301
4	22	14	639 - 761	14.9 ± 5.7	773 ± 209
5	20	5	600 - 695	15.7 ± 6.3	975 ± 362

2.2 研究方法

2.2.1 广义线性模型的函数形式

在研究树木和林分水平的死亡率时，逻辑回归模型是最常用的统计模型之一。该模型是一种广义线性模型（GLM），其概率函数如公式（1）所示。此外，有研究表明，在本研究的单木枯损预测中，Gompertz 模型（1825）表现更优（Fronier, 2008），因此本研究也引入了 Gompertz 模型，其概率函数如公式（2）所示。：

$$\pi_{y|x} = \frac{1}{1+e^{-x\beta}}, \tag{1}$$

$$\pi_{y|x} = 1 - e^{(-e^{x\beta})} \tag{2}$$

式中： $\pi_{y|x}$ 为调查间隔期内单木枯损的概率， X 为自变量向量； β 为自变量系数向量。：

2.2.2 周期长度调整方法

周期长度的不同对死亡率建模有显著影响，现有研究提供了四种常见处理方法：（a）仅使用固定周期长度的观测数据；（b）将死亡率逐年插值后再拟合模型（年化法）；（c）将周期长度作为协变量加入模型；（d）将周期长度作为“暴露”量（偏移量）引入广义线性模型中。在本研究中，由于固定周期长度的数据量有限，会造成模型无法拟合。因此，我们重点考察了年化法、协变量法和暴露法三种策略，各方法的实现过程详述如下：

（1）年化法

在此方法中，由于年死亡率模型是反复拟合的，因此不需要在死亡率表达式中包含时间变量 Δt 。Flewelling 等人（2002）的方法依赖于 t_0 和 t_1 之间的使用固定生长率法在年内插值。在特定的时间间隔内，根据每个的 Δt 年化值计算线性预测值和年死亡率概率（使用公式（1）或（2）中的任意一种函数形式）。每年的存活概率（ Ps ）可通过从 1 中减去年死亡率概率来获得，而期末的存活概率（ $Pst1$ ）则根据公式（3）计算：

$$Pst1 = Ps(t0) \times Ps(t0+1) \times Ps(t0+2) \times ... \times Ps(t0+\Delta t) \tag{3}$$

$$Pmtl = I - Pstl \quad (4)$$

(2) 协变量法:

在此方法中, 将 *fuce* 周期长度 Δt 作为变量引入了模型中进行拟合与参数估计, 因此, 得到了两种模型: **Logit-Covariate** 模型和 **Gompit-Covariate** 模型。

(3) 暴露法

在处理死亡率以及生态学中的其他动态过程(如发芽)时, 考虑个体暴露在某些条件下的时间长度至关重要。*Shaffer* (2004 年) 提出了一种 **logisitic-exposure** 模型, 用于描述动物在不同野外暴露时间下的筑巢成功率。他提出的模型使用了以下链接函数:

$$\ln \left[\frac{(\pi_{y|x})^{\frac{1}{\Delta t}}}{1 - (\pi_{y|x})^{\frac{1}{\Delta t}}} \right] = \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} = \eta \quad (5)$$

在此基础上, 可以采用相同的方式对 **Gompit** 回归模型进行扩展, 以适应不同的周期长度, 从而得到 **Gompit-exposure** 的链接函数:

$$\ln [-\ln (1 - \pi_{y|x})] = \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} + \ln (\Delta t) \quad (6)$$

在此方法中, Δt 是模型中的偏移量, 并不参与参数估计, 其系数固定为 1 (*Gelman and Hill*, 2006)。

2.2.3 数据结构

树木死亡是一个动态现象, 该数据在时间序列数据往往具有复杂的结构。常用的数据结构有两种: 一种是传统的非重叠且非递减的观测对; 另一种是所有可能的观测数据的组合。前者显著限制了用于建模的数据量, 而后者则增加了样本量, 扩展了建模的灵活性。因此本研究考虑了两种数据结构(传统数据结构与多重组合数据结构), 两种数据的示意图如图(1)所示:

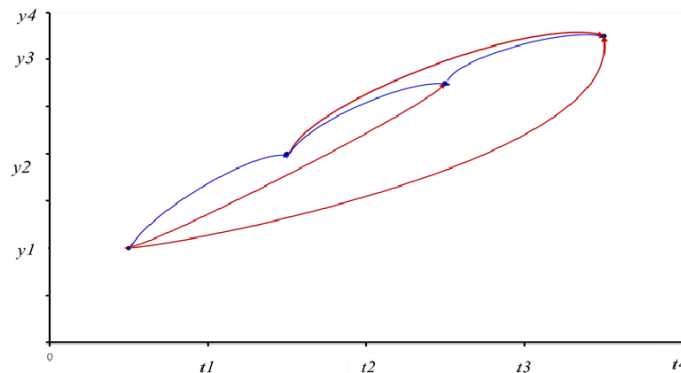


图 1 时间序列中的数据结构

Fig. 1. Data structures in time series

2.2.4 模型拟合

参考已有研究 (*Cailleret et al.*, 2017; *Hülsmann et al.*, 2018; 李俊杰, 2020; *Weiskittel et al.*, 2020), 选择直径 (d)、直径的平方 (d^2), 大于对象木的断面积之和(BAL), 林分断面积(BA)与相对密度(N)的乘积, 以及立地指数(SI)作为基础模型的自变量。基础模型形式如下: 我们拟合了若干替代模型(即包含不同预测变量和/或对变量进行转换的逻辑模型)。

$$\eta = f(d, d^2, perc. BAL, BA \times N, SI)$$

此外, 建立基础模型后, 为了提高模型预测精度, 本研究使用采用多层次混合效应模型对数据层次

结构进行建模，在模型中加入了样地间、树种间的随机效应。每个模型变体均通过最大似然法进行拟合，随机效应被添加到模型的固定效应参数中以适应数据层次结构。本研究基于上述的函数形式、周期长度调整和数据结构，共构建了 12 种模型策略（表 2）。

表 2 12 种建模策略组合

Tab. 1 Combination of twelve modeling strategies

数据结构 Data structure	模型形式 Functional form	周期调整方法(Δt) adjustment
Traditional (n=2316)	Logit	Annualized
		Covariate
		Exposure
	Gompit	Annualized
		Covariate
		Exposure
All combinations (n=4899)	Logit	Annualized
		Covariate
		Exposure
	Gompit	Annualized
		Covariate
		Exposure

2.2.5 模型评估

本研究从统计推断、预测能力和生物学行为三方面对模型变体进行评估：（a）分析估计系数的显著性和符号，并比较 AIC 和 BIC 值；（b）通过 ROC 曲线下面积（AUC）和错误分类率（MCE）评估预测能力；（c）绘制预测的死亡率与胸径的关系图，以观察不同模型对胸径等变量的死亡率趋势预测效果。在建模阶段，各树种不同自变量组合下的候选模型在建模数据和检验数据上的表现基于以下统计量进行评价：均方根误差（RMSE）、平均偏差（mean bias）以及综合误差指数（CEI），所有统计量基于枯损率的对数形式计算。此外，还评价了残差分布是否存在明显的异质性，以及模型自变量系数是否具有合理的生物学意义。

$$\text{RMSE} = \sqrt{\frac{\sum_{k=1}^m (\hat{\pi}_{y|x,k} - \pi_{y|x,k})^2}{m}}$$

$$\text{Bias} = \frac{\sum_{k=1}^m (\hat{\pi}_{y|x,k} - \pi_{y|x,k})}{m}$$

$$\text{CEI} = \sum_{k=1}^m d_k |\hat{\pi}_{y|x,k} - \pi_{y|x,k}|$$

式中：其中 $\hat{\pi}_{y|x,k}$ 和 $\pi_{y|x,k}$ 分别为第 k 个胸径等级的预测死亡率和观测死亡率； m 为径级数； d_k 为第 k 个径级等级的直径。

3 结果与分析

3.1 不同周期调整方法对建模结果的影响

总体而言，exposure 法在传统数据结构和多重组合数据结构中的参数估计都更加稳健（表 3），Gompit-exposure 和 Gompit-Covariate 的模型预测能力更佳，无论数据结构如何，Gompit-exposure 方法的 AUC 值最高（0.803 和 0.802），MCE 值最低（0.186 和 0.181）。而简单地将时间间隔 Δt 以协变量的方式添加到模型中，会改变其他预测变量的方差分量，从而导致预测结果的高估。相较于多重组合数据结构。年化方法通常会生成更为显著的 U 型死亡率曲线，这种曲线趋势在 Logit 模型中尤为明显但其预测结果在实

际应用中并不十分可靠（图 2，表 3）。而在 Covariate 和 Exposure 方法下，Logit 模型生成的死亡率曲线形状与 Gompit 模型的曲线趋势几乎一致。在传统数据结构中，Gompit-年化方法的偏差最小。综合误差指数（CEI）对大径级树赋予了较大权重，结果表明 Gompit- Covariate 变体在该指标上表现最佳，Gompit-exposure 方法次之（表 4）。

表 3 各模型的拟合优度和预测能力

Table 3 Goodness-of-fit and prediction capabilities by the various modelling strategies of mortality examined in this analysis.

数据结构 D ata structure	模型 M odel	调整方法				AUC			MCE		
		Δt adjustment	LogLike	AIC	BIC	Est.	low. CI	upp. CI	Est.	low. CI	upp. CI
传统 T radit ional	Logit	Annualized	-3017.79	10216.71	12562.15	0.596	0.562	0.613	0.231	0.215	0.325
		Covariate	-4321.65	11022.73	12027.48	0.798	0.765	0.808	0.348	0.310	0.369
		Exposure	-3958.51	9925.41	10221.32	0.711	0.662	0.751	0.201	0.183	0.235
	Gompit	Annualized	-3217.25	13219.149	12336.21	0.678	0.635	0.697	0.289	0.282	0.316
		Covariate	-4521.46	10174.377	11997.63	0.803	0.781	0.813	0.185	0.169	0.208
		Exposure	-4023.80	9898.93	10251.26	0.803	0.786	0.818	0.181	0.169	0.213
多 重 组合 A ll co mbina tions	Logit	Annualized	-9927.13	18237.13	19321.53	0.632	0.616	0.645	0.306	0.285	0.326
		Covariate	-10231.26	15214.23	17014.29	0.798	0.771	0.805	0.202	0.197	0.224
		Exposure	-11756.33	14986.20	14998.02	0.791	0.759	0.805	0.298	0.271	0.313
	Gompit	Annualized	-993321	18016.21	18945.57	0.605	0.591	0.623	0.316	0.301	0.321
		Covariate	-11563.10	16351.33	16780.37	0.801	0.793	0.817	0.189	0.167	0.207
		Exposure	-11570.21	14721.52	13921.63	0.802	0.791	0.814	0.186	0.173	0.208

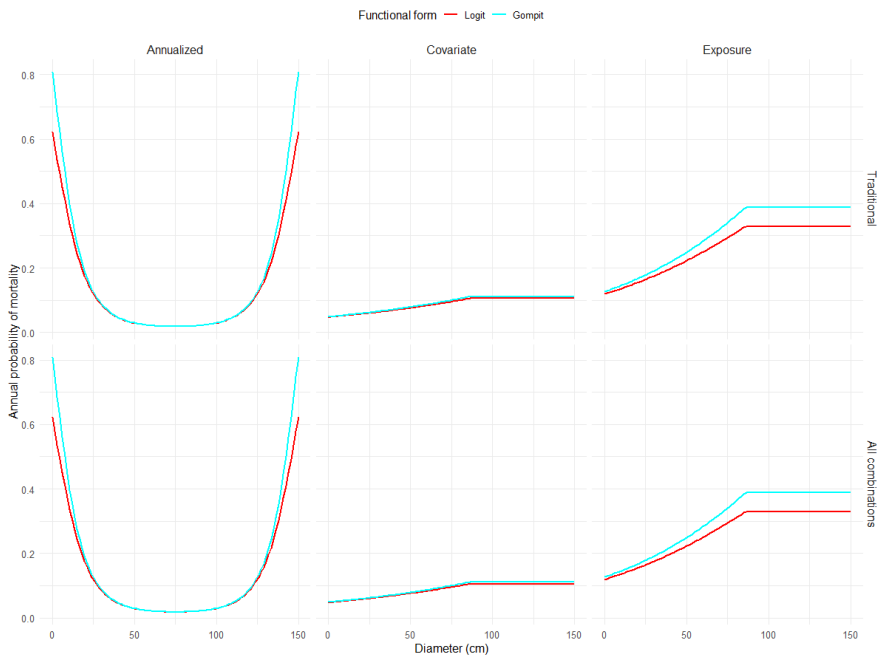


图 2 基于不同建模方法的单木年死亡率的预测类

Fig. 2. Predicted Categories of Annual Mortality for Individual Trees Based on Different Modeling Approaches

3.2 不同数据结构对建模结果的影响

从不同的数据结构来看，多重组合数据结构的系数估计值的标准误远低于传统数据结构（表 4）。在模型形式和数据结构的对比中，年化方法提供的参数估计值与 exposure 方法存在明显差异（表 4）。与传统数据结构相比，多重组合数据结构并未显著提升预测能力，样本量增加反而导致预测变异性更大。总体而言，与本研究其他考察因素（即函数形式和周期长度调整）相比，数据结构对死亡率的影响较小。无论数据结构如何，年化方法的死亡率预测都相对不切实际（图 2）。特别是，多重组合数据结构的预测死亡率高于传统数据结构，Gompit 模型的差异较小，表明其对数据结构的依赖性较低。

表 4 各模型的参数估计值

Tab.4 Parameter Estimates on Different Modeling Approaches

模型 Model	调整方 ad justment	参数估	传统数据结构 Traditional						多重组合数据结构							
		计值 St							All combination							
		atistics	β0	β1	β2	β3	β4	β5	β6	β0	β1	β2	β3	β4	β5	β6
Logit	Annualized	Est.	16.86	-3.03	-0.01	0.50	-0.03	-0.12		6.84	-0.40	0.00	0.02	0.00	-0.04	
		Std.Err.	0.67	0.03	0.01	0.54	0.00	0.01		0.67	0.01	0.46	0.00	0.02	0.02	
		P-value	0.00	0.00	0.49	0.36	0.00	0.00		0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.12	
	Covariate	Est.	6.45	-0.31	0.00	3.80	-0.03	-0.05	0.22	4.65	-0.04	-0.69	0.03	-0.05	-0.01	0.33
		Std.Err	0.36	0.01	-0.01	0.80	0.00	0.01	0.04	0.54	0.01	0.04	0.00	0.04	0.01	0.05
		P-value	0.00	0.02	0.99	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.53	0.00
	Exposure	Est.	9.72	-0.03	0.00	5.80	-0.22	-0.04		5.23	-0.20	-0.53	0.02	4.32	-1.76	
		Std.Err.	0.03	0.01	0.00	0.00	0.15	0.01		0.01	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	
		P-value	0.06	0.05	0.00	0.00	0.04	0.02		0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	
Gompit	Annualized	Est.	18.31	-7.22	-0.07	0.48	-0.03	-0.31		8.90	-0.63	-0.69	0.57	-0.01	-0.05	
		Std.Err.	0.69	0.34	0.05	0.34	0.04	0.01		0.46	0.01	0.38	0.02	0.04	0.02	
		P-value	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00		0.03	0.01	0.00	0.00	0.00	0.02	
	Covariate	Est.	5.09	-0.03	-0.36	0.97	-0.05	-4.56	0.36	3.85	-0.05	-0.63	0.06	-0.74	-0.03	0.52
		Std.Err	0.39	0.06	0.01	0.80	0.00	0.01	0.05	0.54	0.03	0.05	0.00	0.00	0.04	0.05
		P-value	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.53	0.00

	Est.	7.89	-2.38	0.00	0.67	-0.17	-0.04	4.59	-0.26	-0.58	0.52	-0.57	-0.18
Exposure	Std.Err.	0.53	0.00	0.00	0.45	0.34	0.01	0.62	0.00	0.36	0.05	0.02	0.03
	P-value	0.06	0.02	0.00	0.00	0.01	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03

3.3 不同模型形式对建模结果的影响

总体而言，Gromit 函数形式的拟合效果普遍优于 logit（表 5）在混合效应模型的预测能力方面在相同的周期长度调整方法和数据结构组合下，Logit 和 Gompit 模型的总体预测能力没有显著差异（表 5）。根据 AUC 和 MCE 的置信区间，Gompit-exposure、Gompit-Covariate 和 logit-exposure 整体表现更优，但在显著性水平 $\alpha = 0.05$ 下，与其他方法相比无统计学差异。此外，Logit 模型的死亡率预测始终高于 Gompit 模型，尤其是在 exposure 方案下更为明显。因此，预测的死亡率模式在很大程度上取决于所采用的建模方法，这一点在确定最终模型时应予以重点考虑。

总体而言，无论采用何种统计方法，Gompit 模型形式在各项评估中均名列前茅（表 5）综上所述，综合拟合优度和预测能力的表现，我们对不同模型进行了排序：最佳模型为使用传统数据结构的 Gompit-exposure 模型以及使用多重组合数据结构的 Gompit-exposure，Gompit-covariate 模型。

表 5 各模型的评价指标

Tab.5 Evaluation Metrics on Different Modeling Approaches

数据结构 Data structure	模型形式 Model	周期调整方法 adjustment	均方根 误差 RMSD	平均偏 差 Bias	综合误 指数 CEI	排序、 Rank
Traditional	Logit	Annualized	0.670	0.380	510.50	12
		Covariate	0.085	0.051	75.00	6
		Exposure	0.280	0.210	230.00	8
	Gompit	Annualized	0.250	0.180	297.00	9
		Covariate	0.061	0.053	66.00	4
		Exposure	0.025	0.046	39.00	1
All combinations	Logit	Annualized	0.430	0.280	360.00	10
		Covariate	0.096	0.068	76.50	6
		Exposure	0.077	0.080	86.00	5
	Gompit	Annualized	0.135	0.090	72.50	7
		Covariate	0.057	0.051	53.00	3
		Exposure	0.055	0.060	53.50	2

4 讨论

4.1. 树木死亡的动态性

树木死亡作为一种重要的生态过程，具有高度的动态性，其在时间和空间上表现出显著的差异性。虽然单棵树木的死亡现象可以观察到，但在大规模生态系统中精确确定每棵树的死亡时间和原因仍具有很大挑战性。这一复杂性增加了理解树木死亡的驱动因素的难度。现有的树木年代学记录研究通常采用纵向方法，虽然能够捕捉死亡趋势，但这一方法依赖大量假设、重建过程繁复且规模有限。因此，要更

全面、准确地了解森林层面的动态过程，需要对固定样地的个体树木进行长期、反复的时空测量。森林生态学中关于森林动态（特别是死亡率）的研究主要依赖时间序列假设，即用空间数据替代时间数据。然而，这一假设近年来在生态学领域受到广泛质疑。Veblen 等人（1996）基于这一假设，利用森林结构和组成的静态数据与树木年代学数据结合，推测森林的动态变化。然而，Norden 等人（2015）的研究表明，即使在环境条件和干扰历史相似的邻近林分中，演替轨迹也可能存在较大差异。这表明在研究森林动态时，时间序列假设可能不足以全面描述真实的动态过程，亟需开发新的方法以便更有效地利用个体重复观测数据。

4.2 混合效应模型的应用

生态学研究常见的伪重复问题在树木死亡率研究中尤为突出。在许多基于个体的死亡率研究中，树木的观测通常在样地、林分或更大范围内进行，这种分层结构导致在分析时对每个样地内的所有个体使用相同的变量值（如N和BA），从而引发伪重复现象（Schabenberger, 2002; Shi *et al.* 2022）。如果不在统计分析中考虑数据的分层结构，将导致方差估计不准确，影响假设检验的有效性。分层混合效应模型可以在统计上有效地处理分层结构，被认为是克服伪重复问题的理想方法之一（Pinheiro *et al.*, 2000）。尽管该方法广泛应用于连续变量的森林生态学研究，但针对二元变量（如树木是否死亡）的应用相对较少。本研究通过混合效应模型在死亡率分析中的应用，进一步验证了该方法在分层数据结构下的适用性。

4.3 模型形式与周期长度的影响

树木死亡率的研究通常采用 logit 模型形式，但近年来对该模型形式的适用性提出了质疑。Cailleret 等人（2016）和 Hülsmann 等人（2018）分别比较了 logit 模型中不同预测变量的效果，提出了一些具体建议。然而，我们的研究表明，logit 模型在死亡率建模中并非总是最优选择。通过引入 Gompit 模型形式，我们在基于个体的死亡率建模中取得了更优效果，尤其是在周期长度作为协变量的情况下。周期长度的变化会显著影响其他预测变量的参数和显著性，因此在建模时必须纳入考虑。我们建议在构建死亡率模型时，将周期长度视为一个关键的预测变量，以提高模型的准确性与稳健性。

综上所述，本研究表明数据结构、模型形式和周期长度三个因素对死亡率模型的影响存在显著差异。其中，周期长度调整对模型表现最为关键。使用所有数据组合有助于全面评估潜在死亡驱动因素的统计显著性，揭示时间序列数据难以捕捉的一般模式。此外，本研究通过引入 Gompit 模型形式与分层混合效应框架，为树木死亡率的建模提供了新的思路与方法，具有重要的理论与应用价值。未来研究中，建议在不同生态系统中进一步验证这些模型的适用性，尤其是在结构复杂的天然林中，以期推动对树木死亡率的全面理解。

5 结论

本研究提出了一种基于多层次的Gompit-exposure的单木枯损广义线性混合效应模型，该模型可以充分利用现有单木数据的多种组合，且能够适应不同周期长度的复杂重复观测数据，兼具预测和假设检验的功能，为动态生态事件（如个体死亡率）的研究提供了更为可靠的分析手段。在未来的研究中，建议采用类似的建模方法，或在最终确定建模策略之前对不同模型进行全面评估，以提升模型的解释力和适用性。本研究还强调了在动态生态事件建模中对关键假设进行严谨评估和验证的必要性。在深入理解个体死亡率的影响因素及其作用机制之前，检验模型假设对于确保研究结论的科学性与可靠性至关重要。该研究提供的模型框架和分析方法，将有助于未来在树木死亡率及其他生态动态过程中的应用与探索，推动生态学理论和实证研究的进一步发展。

参 考 文 献

- Dennis, B., Brown, B.E., Stage, A.R., Burkhardt, H.E., Clark, S., 1985. Problems of modeling growth and yield of renewable resources. *Am. Stat.* 39, 374 – 383.
- Weiskittel, A.R., Hann, D.W., Kershaw Jr., J.A., Vanclay, J.K., 2011. *Forest Growth and Yield Modeling*. John Wiley & Sons.
- Gelman, A., Hill, J., 2006. *Data Analysis Using Regression and Multilevel/Hierarchical Models*. Cambridge University Press, New York, NY, USA, pp. 625.
- 张雄清, 雷渊才. 可变生长率法和固定生长率法在单木年生长预测中的比较研究. *林业科学研究*, 2009 22 (6): 824~828.
- (Zhang X Q, Lei Y C, Comparison of Annual Individual -tree Growth Models Based on Variable Rate and Constant Rate Methods. *Forest Research*, 2009 22 (6): 824~828 . [in Chinese])
- (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) stands in Poland. *Forests* 10, 412.
- 李俊杰. 金沟岭云冷杉针阔混交林单木枯损模型研究. 北京林业大学, 2020
- (LI J J. Individual Tree Mortality Models for Mixed Spruce-fir-broadleaf Forests in Jingouling Region. Beijing forest university, 2020. [in Chinese])
- 向 玮, 雷向东, 刘 刚. 近天然林落叶松云冷杉林单木枯损模型研究. *北京林业大学学报*. 2008, 30 (6): 90—98.
- (Xiang W, Lei X D, Liu G , Individual tree mortality models for semi-natural larch-spruce-fir forests in Jilin Province northeastern China. *Journal of Beijing Forestry University*, 2008, 30 (6): 90—98. . [in Chinese])
- Nyland, R.D., 1996. *Silviculture: Concepts and Applications*. McGraw-Hill, USA, pp. 633.
- Poorter, L., Wright, S.J., Paz, H., Ackerly, D.D., Condit, R., Ibarra-Manríquez, G., Harms, K.E., Licona, J.C., Martínez-Ramos, M., Mazer, S.J., Muller-Landau, H.C., Peña-Claros, M., Webb, C.O., Wright, I.J., 2008. Are functional traits good predictors of demographic rates? evidence from five neotropical forests. *Ecology* 89, 1908 – 1920.
- Bircher, N., Cailleret, M., Bugmann, H., 2015. The agony of choice: different empirical mortality models lead to sharply different future forest dynamics. *Ecol. Appl.* 25, 1303 – 1318.
- Hartmann, H., Messier, C., Beaudet, M., 2007. Improving tree mortality models by accounting for environmental influences. *Can. J. For. Res.* 37, 2106 – 2114.
- Das, A., Battles, J., Stephenson, N.L., van Mantgem, P.J., 2011. The contribution of competition to tree mortality in old-growth coniferous forests. *For. Ecol. Manage.* 261, 1203 – 1213.
- Cailleret, M., Nourtier, M., Amm, A., Durand-Gillmann, M., Davi, H., 2014. Drought-induced decline and mortality of silver fir differ among three sites in Southern France. *Ann. For. Sci.* 71, 643 – 657.
- Cailleret, M., Bigler, C., Bugmann, H., Camarero, J.J., Cufar, K., Davi, H., Meszaros, I., Minunno, F., Peltoniemi, M., Robert, E.M.R., Suarez, M.L., Tognetti, R., Martinez-Vilalta, J., 2016. Towards a common methodology for developing logistic tree mortality models based on ring-width data. *Ecol. Appl.* 26, 1827 – 1841.
- Anderegg, W.R.L., Flint, A., Huang, C.y., Flint, L., Berry, J.A., Davis, F., Sperry, J.S., Field, C.B., 2015. Tree mortality predicted from drought-induced vascular damage. *Nat. Geosci.* 8, 367 – 37.
- Hlsmann, L., Bugmann, H., Cailleret, M., Brang, P., 2018. How to kill a tree: empirical mortality models for 18 species and their performance in a dynamic forest model. *Ecol. Appl.* 28, 522 – 540.
- Christian Salas , Aaron R. Weiskittel On studying the patterns of individual-based tree mortality in natural forests: A modelling analysis. *For. Ecol. Manage.* 261, 1203 – 1213
- Wunder, J., Reineking, B., Bigler, C., Bugmann, H., 2008. Predicting tree mortality from growth data: how virtual ecologists can help real ecologists. *J. Ecol.* 96, 174 – 187.
- 赵俊卉. 长白山云冷杉混交林生长模型的研究. 北京林业大学, 2010.
- (Zhao J H. Growth modeling for Spruce -Fir forest in Changbai Mountains. Beijing forest university, 2010. [in Chinese])
- Flewelling, J.W., Monserud, R.A., 2002. Comparing methods for modelling tree mortality. In: Crookston, N.L., Havis, R.N. (Eds.), *Proceeding of the 2nd Forest Vegetation Simulator Conference*. USDA Forest Service, Rocky Mountain Research Station, Fort Collins, Colorado, pp. 168 – 177.

- Shaffer, T.L., 2004. A unified approach to analyzing nest success. *Auk* 121, 526 - 540.
- Fortin, M., Bédard, S., DeBlois, J., Meunier, S., 2008. Predicting individual tree mortality in northern hardwood stands under uneven-aged management in southern Quebec. Canada. *Ann. For. Sci.* 65, 205.
- Veblen, T.T., Hill, R.S., Read, J. (Eds.), 1996. *The Ecology and Biogeography of Nothofagus Forests*. Yale University Press, New Haven, CT, pp. 428.
- Norden, N., Angarita, H.A., Bongers, F., Martínez-Ramos, M., Granzow-de la Cerda, In., van Breugel, M., Lebrija-Trejos, E., Meave, J.A., Vandermeer, J., Williamson, G.B., Finegan, B., Mesquita, R., Chazdon, R.L., 2015. Successional dynamics in neotropical forests are as uncertain as they are predictable. *PNAS* 112, 8013 - 8018.
- Schabenberger, O., Pierce, F.J., 2002. *Contemporary Statistical Models for the Plant and Soil Sciences*. CRC Press, Boca Raton, FL, USA, pp. 738.
- Shi J N, Liu X Z, Xiang W, 2022 Does climate play a more important role than competition in modeling height to crown base of *Larix principis-rupprechtii* in northern China? *Forest Ecology and Management*, 262(3): 317-324.
- Pinheiro, J.C., Bates, D.M., 2000. *Mixed-effects Models in S and Splus*. Springer-Verlag, New York, USA, pp. 528.