北京林业大学学报
JOURNAL OF BEIJING FORESTRY UNIVERSITY

基于气候敏感因子的黑龙江省红松人工林松塔产量模型构建

童茜坪 冯时 金星姬 TimoPukkala 左壮

Development of cone yield models for *Pinus koraiensis* plantations based on climate-sensitive factors in Heilongjiang Province

Tong Qianping, Feng Shi, Jin Xingji, Timo Pukkala, Zuo Zhuang

引用本文:
童茜坪, 冯时, 金星姬, TimoPukkala, 左壮. 基于气候敏感因子的黑龙江省红松人工林松塔产量模型构建[J]. 北京林业大学学报, 2026, 48(3):90–99. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250002
Tong Qianping, Feng Shi, Jin Xingji, Timo Pukkala, Zuo Zhuang. Development of cone yield models for *Pinus koraiensis* plantations based on climate–sensitive factors in Heilongjiang Province[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2026, 48(3):90–99. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250002

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250002

您可能感兴趣的其他文章
Articles you may be interested in

基于抚育间伐效应的红松人工林枝条密度模型
Branch density model for *Pinus koraiensis* plantation based on thinning effects
北京林业大学学报, 2021, 43(2): 10–21. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200057

基于气候因子的兴安落叶松天然林单木直径生长模型构建
Development of individual–tree diameter increment model for natural *Larix gmelinii* forests based on climatic factors
北京林业大学学报, 2022, 44(8): 1–11. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210353

内蒙古大兴安岭林区白桦天然林单木胸径生长模型构建
Construction of individual tree DBH growth models for natural *Betula platyphylla* forests in Daxing’an Mountains, Inner Mongolia of northern China
北京林业大学学报, 2024, 46(8): 101–110. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20230086

毛乌素沙地樟子松径向生长动态及其与气候因子的关系
Radial growth dynamics of Mongolian pine and its relationship with climatic factors in Mu Us Sandy Land, Inner Mongolia of northern China
北京林业大学学报, 2025, 47(6): 10–18. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20240398

气候敏感的杉木树高胸径非线性混合效应模型研建
Development of climate–sensitive nonlinear mixed–effects tree height–DBH model for *Cunninghamia lanceolata*
北京林业大学学报, 2023, 45(9): 52–61. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20230052

基于Rothermel模型的红松人工林地表可燃物蔓延速率及参数修正
Spread rate and parameter correction of surface fuel in *Pinus koraiensis* plantation based on Rothermel model
北京林业大学学报, 2021, 43(11): 79–88. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200247

DOI:10.12171/j.1000−1522.20250002

基于气候敏感因子的黑龙江省红松人工林松塔产量模型构建

童茜坪[1] 冯 时[1] 金星姬[1] Timo Pukkala[1,2] 左 壮[1]
（1. 东北林业大学林学院，黑龙江 哈尔滨 150040；2. 东芬兰大学林学院，北卡累利阿区 约恩苏 80101）

摘要:【目的】构建气候敏感型红松人工林松塔产量预测模型，阐明黑龙江地区松塔产量的空间分布规律及其气候响应机制，为红松果材兼用林的精准经营提供科学依据。**【方法】**基于林口林业局（2004—2012 年）和孟家岗林场（2008、2013—2023 年）24 块红松人工林结实量数据及区域气候数据，采用相关性分析识别红松结实的气候敏感阶段与关键指标，利用零膨胀负二项模型建立以年份为哑变量的单木松塔产量混合效应模型，并通过图解法验证因子影响与模型的可靠性。**【结果】**（1）红松果实的生殖发育可划分为花原基形成及越冬、幼果形成及越冬、幼果发育与成熟 3 个连续阶段；相关分析表明，单木松塔产量受立地指数、林分断面积、胸径、前年生长季平均最高气温及 8 月降水量的显著影响。（2）零膨胀负二项分布模型有效解决了数据零膨胀与过度离散问题，以年份为哑变量可有效反映结实的丰歉年规律；引入气候因子和样木混合效应后，模型的 AIC 值下降 94，BIC 值下降 109，结果更稳健，且丰年、歉年与平年产塔概率差异显著。**【结论】**以年份为哑变量的零膨胀负二项分布模型可有效预测红松人工林单木松塔产量，立地条件、林分密度、胸径及结实前年生长季平均最高气温与 8 月降水量是影响红松松塔产量的主导因子。该模型可与单木直径生长模型耦合，实现区域尺度松塔产量的预估。

关键词：红松人工林；松塔产量模型；气候因子；零膨胀负二项模型
中图分类号：S758 **文献标志码：**A **文章编号：**1000−1522(2026)03−0090−10
引文格式：童茜坪，冯时，金星姬，等. 基于气候敏感因子的黑龙江省红松人工林松塔产量模型构建［J］. 北京林业大学学报，2026，48(3)：90−99. Tong Qianping, Feng Shi, Jin Xingji, et al. Development of cone yield models for *Pinus koraiensis* plantations based on climate-sensitive factors in Heilongjiang Province［J］. Journal of Beijing Forestry University, 2026, 48(3): 90−99.

Development of cone yield models for *Pinus koraiensis* plantations based on climate-sensitive factors in Heilongjiang Province

Tong Qianping[1] Feng Shi[1] Jin Xingji[1] Timo Pukkala[1,2] Zuo Zhuang[1]
(1. College of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040, Heilongjiang, China;
2. School of Forest Sciences, University of Eastern Finland, Joensuu 80101, North Karelia, Finland)

Abstract: ［**Objective**］This study aimed to develop a climate-sensitive cone yield model for *Pinus koraiensis* plantations, clarify the spatial variation patterns of cone yield across Heilongjiang Province, and elucidate the climatic response mechanisms governing cone production, thereby providing a scientific basis for precision management of timber-nut multifunctional Korean pine forests. ［**Method**］Based on cone yield data from 24 permanent plots of Korean pine plantations in the Linkou Forestry Bureau (2004−2012) and Mengjiagang Forest Farm (2008, 2013−2023), along with corresponding regional climate data, correlation

收稿日期: 2025−01−06 **修回日期:** 2025−11−30
基金项目: 国家自然基金区域创新发展联合基金（U21A20244），国家自然基金面上项目（32071758）。
第一作者: 童茜坪，博士生。主要研究方向：森林经理。Email: qianpingtong2020@163.com 地址：150040 黑龙江省哈尔滨市香坊区和兴路 26 号 东北林业大学林学院。
责任作者: 金星姬，正高级实验师。主要研究方向：森林经理。Email:xingjijin@nefu.edu.cn 地址：同上。
本刊网址: https://j.bjfu.edu.cn; https://journal.bjfu.edu.cn

analysis was conducted to identify climate-sensitive periods and key climatic indicators influencing cone production of Korean pine. A zero-inflated negative binomial mixed-effects model was subsequently developed to estimate individual-tree cone yield, with year included as a dummy variable, and graphical analysis was employed to validate the effects of explanatory variables and the reliability of the model. [**Result**] (1) The reproductive development of Korean pine cones can be divided into three consecutive stages: differentiation and overwintering of floral primordia, initiation and overwintering of young cones, and subsequent cone enlargement leading to physiological maturation. Correlation analysis indicated that site index, stand basal area, diameter at breast height, mean maximum temperature during the growing season two years prior, and precipitation in August of the same growing season were the principal factors influencing individual-tree cone yield. (2) The zero-inflated negative binomial model effectively resolved the issues of excessive zeros and overdispersion in the cone production data. By including year as a dummy variable, the model successfully captured interannual variation. After incorporating climatic factors and random effects at the individual-tree level, the model's Akaike Information Criterion (AIC) decreased by 94 and the Bayesian Information Criterion (BIC) decreased by 109, indicating enhanced model performance. Moreover, significant differences were observed in cone production probabilities among mast, poor, and normal years. [**Conclusion**] The zero-inflated negative binomial model incorporating year as a dummy variable provides reliable estimates of individual-tree cone yield in Korean pine plantations. Site index, stand density, diameter at breast height, mean maximum temperature during the growing season two years prior, and precipitation in August of the same growing season were identified as the dominant factors influencing cone production. The proposed model can be integrated with individual-tree diameter growth models to dynamically predict regional-scale cone yield.

Key words: Korean pine plantation; cone yield model; climatic factor; zero-inflated negative binomial model

红松（*Pinus koraiensis*）是我国东北地区珍贵的果材兼用树种，具有重要的生态、经济和文化价值，主要分布于中国东北、朝鲜半岛及俄罗斯远东地区。第九次全国森林资源清查数据显示，黑龙江省红松林蓄积量占全国的 61.27%，平均每公顷蓄积量 107.77 m^3。红松不仅材质优良，其种子富含不饱和脂肪酸，具有极高的食用与药用价值[1−3]。近年来，随着松籽价格上升及木材储备需求增加，林业生产单位已将人工红松林的经营重点由单一木材生产转向果材兼用林培育。因此，亟需构建较为精确的松塔产量模型，揭示气候变化下松塔产量与木材产量的关系，为红松果材兼用林的可持续利用提供决策支持[4]。

人工红松松塔产量研究主要集中在种子选优[5]、性状分析[6]及结实规律[7−8]等方面，缺乏可直接应用于多功能经营方案的产量模拟工具。近年来，部分学者通过分析林木调查因子与结实量的关系，指出适当扩大树冠[5]、降低林分密度[9−11]、减少相邻木竞争[12]有助于提高结实量。也有研究表明，气候因子对红松结实量具有显著影响[13]。此外，立地条件[14−16]、间伐强度[17]和顶部修枝[18]等人工抚育措施亦对结实量产生一定影响。前期研究多基于传统 Logistic 回归模型预测红松人工林结实概率[9,19−20]，但该模型易受数据结构过度离散影响，在实际应用中存在局限性。有研究[21−22]将结实量视为随机事件，引入零膨胀模型进行产量建模，有效解决了数据非正态性与零值过多问题，显著提升了模型拟合精度。

目前模型研究多仅考虑林分调查因子，对气候因子潜在影响的考量不足。而气温[23−26]、降水[23−26]和光照[26]是驱动森林生态系统动态变化的关键因素，直接影响树木生长与果实产量。已有研究进一步指出，红松花原基形成期对气温和降水尤为敏感[23,27]，夏季高温可促进红松授粉并提高坐果率[28]。近年来，已有学者尝试将气候因子纳入结实量模型[27,29−30]，但这些模型多聚焦于气候效应，忽略了林分结构与个体特征的影响，因而难以有效预测不同林分类型下树木结实量的动态变化。随着全球气候变暖，我国东北地区气温持续升高[31]，不仅影响树木的生长发育，还可能引发红松结实量的波动。因此，构建一个综合考虑单木特征、林分结构与气候因子的红松结实量模型，对揭示结实规律及指导果材兼用林经营具有重要意义。

林业长期监测数据易出现异方差与自相关等问题[32]。为此，本研究在零膨胀模型基础上引入混合

效应模型，以林口林业局（2004—2012 年）和孟家岗林场（2008、2013—2023 年）24 块红松人工林固定样地的结实量数据及其对应位置的气候数据为基础，构建单株松塔结实量混合效应模型，旨在：（1）量化单木、林分调查因子与气候因子对单株红松结实量的影响；（2）比较固定效应与混合效应模型在单株及林分结实量预测中的精度；（3）筛选兼顾气候与林分因子的最优模型，为气候变暖背景下红松果材兼用林经营提供决策阈值。

1 研究区概况

研究区位于黑龙江省孟家岗林场（46°20′～46°30′N，130°32′～130°52′E）和林口林业局（45°03′～45°58′N，129°41′～130°34′E），两地均以低山丘陵为主，地势平缓，坡度 10°～20°，海拔 150～600 m，主要地带性土壤为暗棕壤。属大陆性季风气候，年平均气温 1.4～3.6 ℃，年降水量 550～580 mm，降水集中于夏季，无霜期约 110～135 d。

森林资源以红松、樟子松（*Pinus sylvestris*）和落叶松（*Larix gmelinii*）人工林为主，以及由蒙古栎（*Quercus mongolica*）和椴树（*Tilia tuan*）构成的天然林。孟家岗林场森林覆盖率为 81.7%，红松人工林面积为 1 835 hm^2，占人工林总面积的 19.4%[33]。林口林业局森林覆盖率为 63.8%，红松人工林面积约为 27 000 hm^2，多与红皮云杉（*Picea koraiensis*）、冷杉（*Abies nephrolepis*）、枫桦（*Betula costata*）等树种混生。

2 数据与方法

2.1 数据来源

研究数据来源于林口林业局（2004—2012 年）与孟家岗林场（2008、2013—2023 年）的 24 块红松人工林固定样地，累计 18 175 次检尺，覆盖 1 631 株单木。样地面积为 0.075～0.16 hm^2，林龄为 39～54 年。单木及林分信息见表 1。

气候数据由 ClimateAP_v3.10[34]（https://media.forestry.ubc.ca/ClimateNA/Packages/ClimateAP/ClimateAP_v310.zip）结合 PRISM 模型[35]与 WorldClim 模型，经双线性插值及动态局部回归降尺度至样地点[36]。林口林业局气象数据时段为 2002—2012 年，孟家岗地区为 2006—2008 年及 2011—2023 年，变量包括最暖月与最冷月平均气温、生长季节均温等。红松球果从花原基形成至种子成熟历时 3 年，考虑到气候因子对红松生长的影响存在滞后性，本文以前年 3 月至当年 10 月（共 32 个月）作为预测窗口，并依据物候划分为冬季（前一年 12 月至 2 月）、生长季前期（3—5 月）、生长季（6—8 月）和生长季末期（9—11 月）4 个阶段[37–38]，分别对应第 1—4 季度。图 1 展示了 1980—2025 年两地区生长季气温与降水的年际变化序列，温度较低年份降水通常偏多，林口平均温度较孟家岗低 0.3 ℃。

2.2 模型构建

2.2.1 自变量的选择与相关性分析

自变量类型包括单木因子、林分因子、立地因子和气候因子。首先，依据红松结实特性，采用 Pearson 相关分析初步判断各林分因子及其变式与果实产量之间关系（表 2）；进一步基于斯皮尔曼相关分析（$\alpha = 0.05$）筛选出与因变量显著相关且相关性较强的变量，同时剔除方差膨胀因子（VIF）> 10 的变量，以构建共线性较弱且对模型贡献较大的回归模型。

2.2.2 哑变量设置和基础模型的选择

红松结实具有周期性，为刻画不同年份间的结实差异，将年份设为哑变量以捕捉年际效应[22,39]。本研究以 2023 年作为参照年份，2004—2022 年对应的哑变量均取 0，以识别红松结实过程中的丰歉年规律，并量化各年份对结实量的相对贡献。

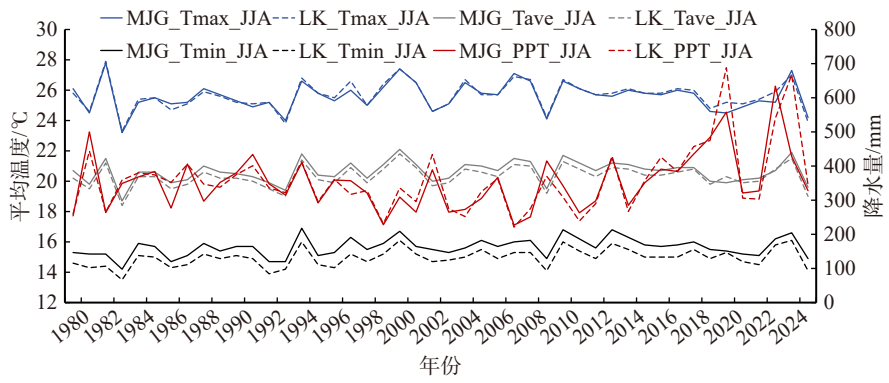
单木松塔数量为计数数据，通常采用 Poisson 模型或负二项模型进行建模。然而，本研究实际观测数据中零值比例高达 54%，存在显著的零值过度问题，传统 Poisson 模型或负二项模型往往会低估零计数事件的发生概率，从而影响模型精度。为解决该问题，本研究引入零膨胀模型与栅栏模型。这两类模型将数据生成过程分解为两个阶段：第 1 阶段判定“是否结实（零事件概率）”，第 2 阶段描述“结实时的产果数量”。其中，栅栏模型假设零数据来源于

表 1 单木及林分信息统计表

Tab. 1 Statistics of individual-tree and stand characteristics

统计指标	胸径/cm	大于对象木断面积之和 BAL/（$m^2 \cdot hm^{-2}$）	单木松塔个数	地位指数/m	断面积/（$m^2 \cdot hm^{-2}$）	平均胸径/cm	公顷株数	每公顷松塔产量个数	海拔/m	坡度/（°）	坡向/（°）
最小值	5.7	0	0	11.6	6.73	15.4	219	0	221	1	54
平均值	22.6	15.7	4	13.0	25.63	23.5	649	2 196	244	7	181
最大值	38.0	47.6	56	14.8	47.75	31.7	1 440	9 973	275	14	272
标准差	4.5	9.7	6	0.9	8.13	3.4	337	2 030	14	4	72

注：坡向以北为0°，顺时针方向计量。



MJG.孟家岗；LK.林口地区。Tmax_JJA、Tmin_JJA、Tave_JJA和PPT_JJA分别代表6—8月的平均最高气温、平均最低气温、平均气温和降水量。

图 1　孟家岗、林口地区 1980—2025 年生长季气温与降水的年际变化

Fig. 1　Interannual variations of growing season temperature and precipitation in the Mengjiagang and Linkou areas from 1980 to 2025

表 2　模型自变量组合

Tab. 2　Combination of model independent variables

因子类型	指标	变量
单木因子	单木大小	D、$\frac{1}{D+5}$、$\ln D$、$\sqrt{D}$、D^2
林分因子	竞争指标	BAL、$\ln$ BAL、$\frac{\text{BAL}}{\ln(D+1)}$、$1-\frac{\text{BAL}}{G}$
	林分结构	G、$\ln G$、N、$\ln N$、$\sqrt{\frac{\sum D_i^2}{N}}$、$\ln\sqrt{\frac{\sum D_i^2}{N}}$
立地因子	立地质量	SI
气候因子	年均值	MAT、MAP
	月尺度	当年(M0)、去年(M1)、前年(M2)的逐月数据，包括Tmax、Tmin、Tave、PPT、DD0、DD18、DD_18
	季尺度	当年(S0)、去年(S1)、前年(S2)的季节数据，包括Tmax、Tmin、Tave、PPT

注：*D*. 胸径；*G*. 林木断面积；*N*. 公顷株数；BAL. 大于对象木断面积之和；SI. 立地质量；MAT. 年均温；MAP. 年均降水量；Tmax. 最高气温；Tmin. 最低气温；Tave. 平均气温；PPT. 降水量；DD0. 气温大于0 ℃的天数；DD18. 气温大于18 ℃的天数；DD_18. 气温小于18 ℃的天数。

单一统计过程，而零膨胀模型则假设有两个来源[40]。因此，综合考虑数据特征、模型特性及人工红松林的结实规律，最终选取以年份为哑变量的零膨胀负二项分布模型作为本研究的基础模型，旨在有效处理数据中零值过多与过度离散问题。

2.2.3　混合效应模型的构建

考虑到建模过程中存在样地与样木的重复测量问题，采用广义线性混合效应模型计算结实数。

$$\hat{C}_{ijk}=f(W_{jk},S_{ijk},Q_{ijk},T_{ijk},P_{ijk},Y_{2004},Y_{2005},\cdots,Y_{2022})+\mu_j+\mu_{ij}+\varepsilon_{ijk} \tag{1}$$

式中：$\hat{C}_{ijk}$为第 k 年样地 j 样木 i 的结实数。W 代表林分因子，S 代表单木因子，Q 代表立地质量，T 代表气温相关因子，P 代表降水相关因子，$Y_{2004},Y_{2005},\cdots,Y_{2022}$ 表示年份哑变量，用于刻画不同观测年份的影响。μ_j代表随机样地因子，μ_{ij}代表随机样木因子，ε_{ijk}代表残差。

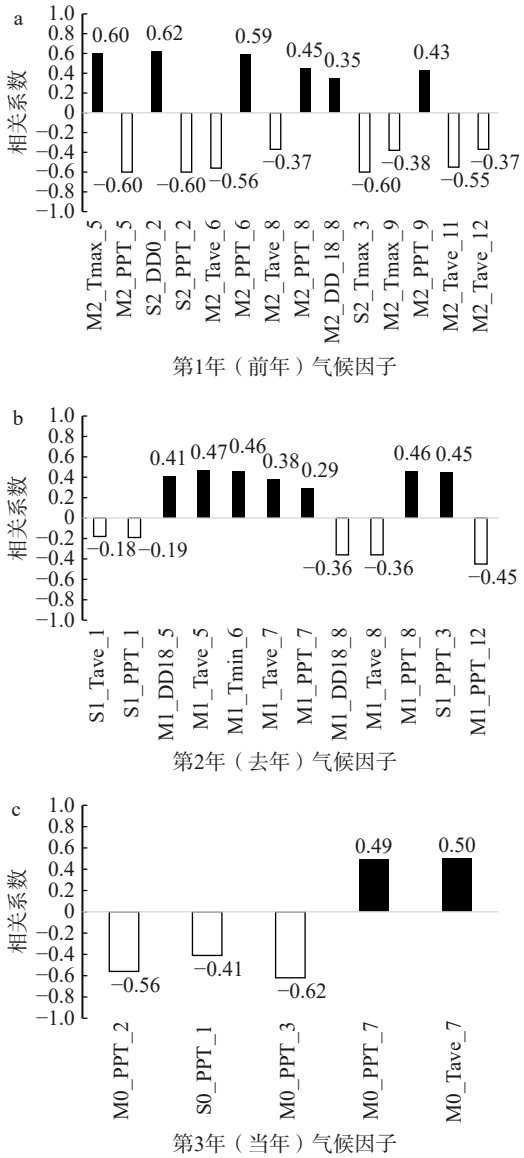
基于 R 软件 4.3.2 版本，采用“tidyverse”、“pscl”和“glmmTMB”等包进行数据分析。利用赤池信息准则(Akaike information criterion，AIC)和贝叶斯信息准则(Bayesian information criterion，BIC)权衡模型拟合优度与过拟合风险，确定最终模型。

3　结果与分析

3.1　年均松塔产量与气候因子的相关性分析

红松种子成熟历时 3 年，第 1 年(前年)生长季为花原基形成期，第 2 年(去年)为花芽形成期，第 3 年(当年)为幼果受精成熟期；每年生长季前后分别为对应生长阶段的营养储备期和越冬期。

图 2a 显示：第 1 年气候条件对单木松塔结实影响最大。单木松塔产量与第 1 年生长季前期(3—5 月)＞0 ℃ 天数，5 月平均最高气温以及 6、8、9 月降水量呈正相关；而与生长季前期降水量，6、8、11、12 月平均气温，以及生长季、9 月平均最高气温呈负相关。这表明花原基形成初期温暖干燥、生长期凉爽湿润、越冬期低温干燥的气候条件有利于红松结实。



首位字母表示时间尺度，其中 M2、M1、M0 分别为前年、去年和当年的月尺度，S2、S1、S0 分别为前年、去年和当年的季尺度；中间部分表示具体气候变量，如 Tmax（平均最高气温）、Tave（平均气温）等；末位数字表示月份（1—12 月）或季度（1—4 季度）。

图 2 研究区年均单木松塔产量与前年(a)、去年(b)及当年(c)气候因子的相关系数

Fig. 2 Correlations between the average annual cone yields per tree in the study area and meteorological factors of two years prior (a), last year (b) and the current year (c)

图 2b 显示：第 2 年气候条件对单木松塔结实影响较小。结实量与生长季(6—8 月)尤其是 7、8 月降水量，5、7 月平均气温以及 6 月平均最低气温呈正相关；而与 8 月平均气温、＞18 ℃ 的高温日数及 12 月降水量则呈负相关。这可能与红松开花授粉期较短有关，仅当降水达到一定阈值时才会显著影响花芽发育[41]。此外，冬季(前年 12 月—去年 2 月)平均气温和降水量与结实量呈负相关。

图 2c 显示：第 3 年气候条件对单木结实量影响较大。结实量与冬季(去年 12 月—当年 2 月)以及 2、3 月降水量呈负相关，表明在幼果越冬阶段，过多的降水或积雪可能增加霜冻风险。结实量还与 7 月降水量及平均气温呈正相关，说明种子发育至成熟阶段时，充足的水热条件有利于红松结实。

3.2 基础模型结果

采用逐步回归法，构建以胸径倒数$\left(\frac{1}{D+5}\right)$、林分断面积对数(ln G)和立地指数(SI)等因子为基础的单株结实量基础模型(模型 1)。随后，将与结实量显著相关的气候因子(图 2)按相关性由强至弱依次引入模型，构建包含气候因子的结实量改进模型(模型 2)。结果(表 3)表明，红松单株结实量与胸径、立地指数及第 1 年 8 月降水量呈正相关，而与林分总断面积及第 1 年生长季平均最高气温呈负相关。这表明花原基在凉爽湿润的条件下更易形成；在立地条件良好、林木密度较低(即相邻木竞争胁迫较弱)的环境中，胸径较大的个体具有更高的产果概率。通过比较赤池信息准则(AIC)发现，引入气候因子后，改进模型的拟合精度略有提升，AIC 值降低 25(从 72 860 降至 72 835)。

图 3a 模型预测结果显示，实际产量主要集中在不结塔和结塔数量为 1 的单株(占比 54%)，而基础模型和改进模型预测的结塔量≤1 的占比分别为 25% 和 26%，与实测数据存在明显差异。通常，人工红松在经历平稳且低产的结实周期，并实施截顶、修枝、施肥等抚育措施后，往往进入产塔高峰期，导致单株产塔数量超过 15 个。然而，两个模型预测的确定性松塔产量多集中于 1～3 个，极少数超过 10 个，与实测值存在偏差。图 3b 显示，两模型预测的结实量概率累积分布均与期望分布相似，但改进模型的预测结果更接近实际松塔产量及其经验分布。

3.3 混合效应模型结果

考虑到不同年份和不同样地间存在气候差异，本文在构建包含气候因子的模型时，引入了样地与样木层次的随机效应(表 3)，以提高模型的拟合精度和灵活性。引入随机效应(模型 3、4 和 5)后，AIC 值较模型 2 下降 94～231，BIC 值下降 109～215，模型拟合优度显著提升。值得注意的是，样木尺度随机效应模型(模型 4)虽在信息准则改善幅度上略逊于其他混合效应模型，但其计数模型包含立地指数和降水量这两个核心变量，减少了冗余参数，在保证预测能力的同时提升了计算效率。

基于构建的模型对 2023 年单木及林分松塔产量进行模拟(图 4)。模拟设定立地指数 13 m，2021 年生长季平均最高气温 24.9 ℃，2021 年 8 月降水量 147.3 mm。图 4a 单木模拟条件：胸径 3～45 cm，BAL

1 ~ 25 m^2/hm^2；图 4b 林分模拟条件：平均胸径 3 ~ 45 cm，公顷株数 207 ~ 1 500 株/hm^2，林分断面积 1 ~ 33 m^2/hm^2，BAL 约为林分断面积的 0.3 倍。结果显示，各模型固定效应预测值差异较小（3% ~ 8%），固定效应模型林分结实高峰期出现在平均胸径 25 cm 左右，混合效应模型峰值略推迟至 32 cm。尽管固定效应模型或混合效应模型的固定部分预测结果差异较小，但混合效应模型通过样地−样木随机效应校正，可量化林分及个体间的产量变异性，较固定效应模型更具适应性。

相较于仅适用于确定性生长的固定效应模型[22]，本研究将气候因子嵌入样木随机效应结构，融合固定−随机效应以支撑气候变化下的适应性模拟。未来耦合单木直径生长模型，可实现松塔产量与木材生长的年际协同预测。

3.4　年际效应及实测分析

根据模型结果与实测数据的年际变化（图 5），红松结实量呈现明显的 3 ~ 5 年周期性波动规律。2005—2021 年间，丰年（2005、2011、2014、2018、2020 年）与歉年（2006、2009、2012、2015、2021 年）的预测与实测高度吻合。值得注意的是，林口（2005 年）与孟家岗（2014 年）两地林龄 45 年时均出现大丰年，且 5 年后再次同步丰产，表明林龄与丰产年份存在显著协同性。

图 5 年均松塔产量变化表明，样木尺度混合效应模型预测稳定性优于固定效应模型，但校正了个别高产单株引发的偏态分布，导致 2010、2015、2017 及 2018 年预测值略低于实测（图 5）。单木产塔

表 3　模型参数拟合结果

Tab. 3　The parameter estimation results of the alternative models

模型	变量	ZINB_noCL（模型1）		ZINB_CL（模型2）		Mix Plot（模型3）		Mix Tree（模型4）		Mix Plot & Tree（模型5）	
		估计值	P	估计值	P	估计值	P	估计值	P	估计值	P
计数模型	截距	2.61	< 0.001	16.58	0.057	22.73	0.052	25.72	< 0.05	23.06	< 0.05
	$\frac{1}{D+5}$	−35.18	< 0.001	−34.47	< 0.001	−37.02	< 0.001	−37.36	< 0.001	−37.11	< 0.001
	ln G	−0.10	< 0.01	−0.11	< 0.01						
	SI	0.04	< 0.05	0.03	0.097			0.04	< 0.05		
	S2_Tmax_3			−0.67	0.054	−0.91	< 0.05	−1.04	< 0.05	−0.93	< 0.05
	M2_PPT_8			0.02	< 0.001			0.02	< 0.01	0.02	0.097
	Y_{2004}	−0.10	0.515	−0.86	< 0.001	−0.82	< 0.05	−0.85	< 0.01	−0.83	< 0.05
	Y_{2005}	0.52	< 0.001	1.53	< 0.001	1.51	< 0.05	1.56	< 0.001	1.55	< 0.05
	Y_{2006}	−0.21	0.494	2.51	< 0.01	2.75	< 0.05	3.05	< 0.01	2.86	< 0.05
	Y_{2007}	−0.41	0.097	0.53	0.147	0.35	0.607	0.54	0.367	0.38	0.561
	Y_{2008}	−0.05	0.394	1.28	< 0.001	1.46	< 0.01	1.58	< 0.001	1.49	< 0.01
	Y_{2009}	−1.69	< 0.05	0.80	0.423	−5.53	0.930	−4.40	0.921	−5.32	0.928
	Y_{2010}	−0.28	0.102	2.17	< 0.01	2.23	< 0.05	2.49	< 0.01	2.31	< 0.05
	Y_{2011}	0.41	< 0.001	0.86	< 0.05	0.61	0.398	0.55	0.240	0.64	0.370
	Y_{2012}	−1.36	< 0.001	0.20	0.768	−5.98	0.871	−11.45	0.986	−7.25	0.923
	Y_{2013}	0.11	< 0.05	1.98	< 0.001	2.16	< 0.01	2.37	< 0.001	2.22	< 0.01
	Y_{2014}	0.94	< 0.001	2.61	< 0.001	2.73	< 0.001	2.89	< 0.001	2.79	< 0.001
	Y_{2015}	0.04	0.602	0.75	< 0.01	0.84	< 0.05	0.95	< 0.01	0.86	< 0.05
	Y_{2016}	0.04	0.455	2.27	< 0.001	2.37	< 0.05	2.58	< 0.001	2.45	< 0.01
	Y_{2017}	0.06	0.305	1.44	< 0.001	1.45	< 0.01	1.60	< 0.001	1.49	< 0.01
	Y_{2018}	0.60	< 0.001	1.40	< 0.001	1.51	< 0.001	1.62	< 0.001	1.54	< 0.001
	Y_{2019}	0.39	< 0.001	0.87	< 0.05	1.15	< 0.05	1.27	< 0.01	1.16	< 0.05
	Y_{2020}	0.68	< 0.001	1.34	< 0.001	1.60	< 0.001	1.71	< 0.001	1.62	< 0.001
	Y_{2021}	−0.04	0.409	−1.99	< 0.001	−1.96	< 0.05	−2.07	< 0.001	−2.02	< 0.05
	Y_{2022}	0.31	< 0.001	−1.58	< 0.001	−1.49	0.092	−1.60	< 0.01	−1.54	0.075
	Overdisp.（r）	1.823		1.828		3.840		3.690		3.700	
	μ_j					0.112				0.110	
	μ_{ij}							0.176		0.133	

表 3(续)

Tab.3 (continued)

模型	变量	ZINB_noCL(模型1)		ZINB_CL(模型2)		Mix Plot(模型3)		Mix Tree(模型4)		Mix Plot & Tree(模型5)	
		估计值	*P*	估计值	*P*	估计值	*P*	估计值	*P*	估计值	*P*
零模型	截距	−2.67	< 0.001	2.87	0.111	3.41	0.061	3.69	< 0.05	3.76	< 0.05
	$\frac{1}{D+5}$	78.57	< 0.001	77.78	< 0.001	78.47	< 0.001	81.95	< 0.001	78.61	< 0.001
	M2_PPT_8			−0.04	< 0.01	−0.04	< 0.01	−0.04	< 0.001	−0.04	< 0.001
	Y_{2004}	−0.78	< 0.01	0.26	0.549	0.48	0.198	0.47	0.221	0.54	0.158
	Y_{2005}	−2.69	< 0.001	−4.53	< 0.001	−4.38	< 0.001	−4.65	< 0.001	−4.55	< 0.001
	Y_{2006}	1.59	< 0.001	−1.57	0.149	−1.75	0.131	−1.98	< 0.05	−1.89	0.115
	Y_{2007}	0.81	< 0.01	−0.09	0.822	−0.04	0.927	−0.13	0.741	−0.06	0.903
	Y_{2008}	−0.23	< 0.05	−2.03	< 0.001	−2.10	< 0.001	−2.23	< 0.001	−2.20	< 0.001
	Y_{2009}	2.09	< 0.01	−0.32	0.758	0.10	0.923	−0.06	0.945	0.01	0.989
	Y_{2010}	−0.02	0.937	−2.61	< 0.01	−2.66	< 0.01	−2.89	< 0.001	−2.81	< 0.01
	Y_{2011}	−2.22	< 0.001	−3.99	< 0.001	−3.88	< 0.001	−4.12	< 0.001	−4.05	< 0.001
	Y_{2012}	0.78	0.054	−0.02	0.967	0.43	0.344	0.36	0.350	0.43	0.366
	Y_{2013}	−0.49	< 0.001	−2.69	< 0.001	−2.83	< 0.001	−3.00	< 0.001	−2.98	< 0.001
	Y_{2014}	−2.46	< 0.001	−4.74	< 0.001	−4.88	< 0.001	−5.12	< 0.001	−5.10	< 0.001
	Y_{2015}	1.35	< 0.001	0.84	< 0.001	0.75	< 0.001	0.76	< 0.001	0.77	< 0.001
	Y_{2016}	0.17	< 0.05	−2.95	< 0.01	−3.18	< 0.01	−3.39	< 0.001	−3.36	< 0.01
	Y_{2017}	0.22	< 0.05	−1.48	< 0.01	−1.60	< 0.01	−1.72	< 0.001	−1.69	< 0.01
	Y_{2018}	−1.03	< 0.001	−1.68	< 0.001	−1.78	< 0.001	−1.87	< 0.001	−1.85	< 0.001
	Y_{2019}	−1.39	< 0.001	−0.97	< 0.001	−0.89	< 0.001	−0.92	< 0.001	−0.92	< 0.001
	Y_{2020}	−1.53	< 0.001	−1.77	< 0.001	−1.81	< 0.001	−1.89	< 0.001	−1.88	< 0.001
	Y_{2021}	0.23	< 0.01	3.61	< 0.001	3.84	< 0.001	4.08	< 0.001	4.07	< 0.001
	Y_{2022}	−1.52	< 0.001	1.64	0.109	1.97	0.057	2.12	< 0.05	2.13	< 0.05
	μ_j					0.223				0.223	
	μ_{ij}							0.472		0.421	
评价指标	AIC	72 860		72 835		72 701		72 741		72 604	
	BIC	73 212		73 209		73 067		73 100		72 994	

注：ZINB_noCL 为不包含气候因子的零膨胀负二项模型，ZINB_CL为包含气候因子的零膨胀负二项模型；Mix Plot为基于ZINB_CL构建的包含样地因子的混合效应模型；Mix Tree为基于ZINB_CL构建的包含样木因子的混合效应模型；Mix Plot & Tree为基于ZINB_CL构建的包含样地和样木因子的混合效应模型。

概率模拟(图 6)显示，歉年(如 2009 年)零产塔概率高达 0.93，平年(如 2013 年)约为 0.50，丰年则降至 0.15 以下，且高产个体占比显著提升，3 类年份差异显著。

2016 年以来两地夏季降水充沛(图 1)，促进了养分积累，使 2018—2020 年出现持续高产。基于气候–产量响应关系，预测 2024 年为丰年、2025 年为平年，与初步观测结果一致，验证了模型对气候驱动的短期预测能力。

4 结论与讨论

黑龙江地区早期培育的红松人工林以木材生产为主要经营目标，但随着红松松籽经济价值的不断提升及木材价格的回落，人工红松林的培育目标已逐步由木材生产向果材兼用转变。然而，现有人工红松松塔产量预测普遍存在样本数量少、观测年限不足及模型结构单一等问题，导致预测偏差较大[20,22]。本研究基于相关性分析明确了红松结实的气候敏感阶段及关键指标，并采用零膨胀负二项模型构建以年份为哑变量的单木松塔产量混合效应模型；进一步通过 AIC、BIC 指标及生物学合理性等综合比较，筛选出适用于黑龙江地区红松人工林适应性经营模拟的单木松塔产量最佳模型。主要研究结论如下。

(1)综合考虑模型特性与红松人工林结实规律，零膨胀负二项分布模型较栅栏模型更契合松塔产量数据结构，能有效应对数据中零值过多与过度离散问题，并通过引入年份哑变量刻画红松结实的年际丰歉规律。模型验证结果表明，在引入气候因子和

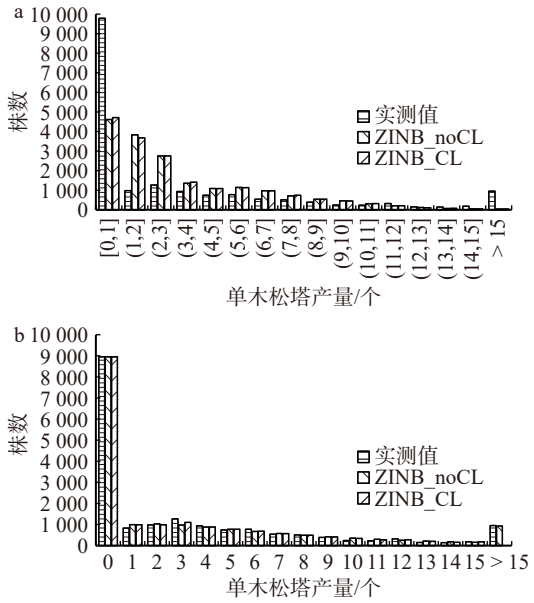


图 3　红松结实量确定性预测(a)和累积概率分布预测(b)直方图

Fig. 3　Histograms of the deterministic prediction (a) and cumulative probability distribution prediction (b) of cone yield in Korean pine

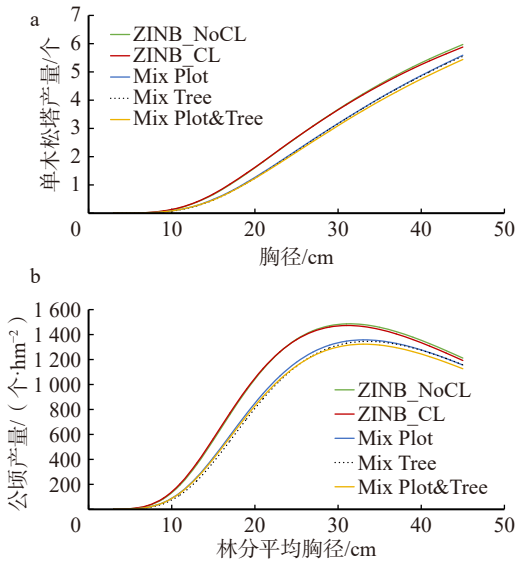


图 4　单木(a)和林分(b)水平的固定效应模型与混合效应模型结实量预测比较

Fig. 4　Comparison of the cone yield predictions of fixed-effects model and fixed parts of mixed-effects model at individual (a) and stand (b) levels

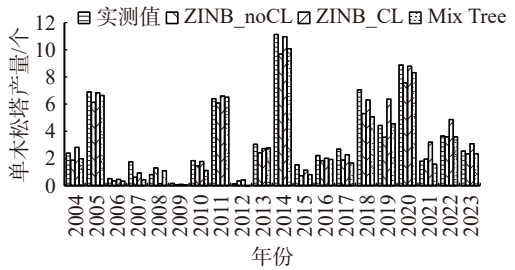


图 5　红松人工林年均单木松塔产量

Fig. 5　Annual average cone yield of Korean pine plantation at individual-tree level

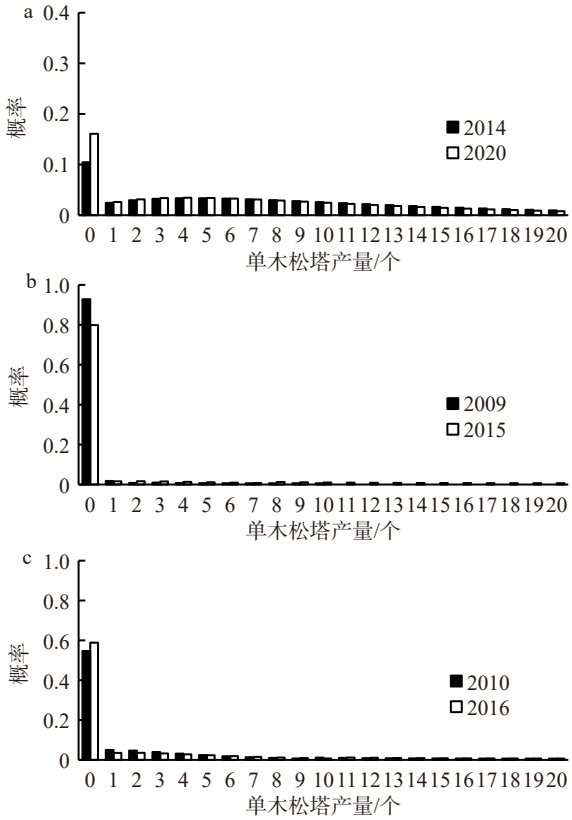


图 6　基于 ZINB_CL 预测的丰年(a)、歉年(b)和平年(c)单株红松产果概率

Fig. 6　Individual-tree-level predicted probabilities of cone production for Korean pine plantations in mast (a), poor (b), and normal (c) years, derived from the ZINB_CL model

样木随机效应后，模型的 AIC 值与 BIC 值分别降低 94 和 109，模型稳健性显著提升。

(2)在所有候选变量中，胸径的倒数形式$\left(\frac{1}{D+5}\right)$、立地指数(SI)、林分密度($\ln G$)、前年生长季平均最高温和前年 8 月份降水量被确定为主导因子。胸径反映树木活力，是预测结实能力的重要指标；立地指数体现林分生长潜力；竞争变量决定树木在林分中汲取资源的能力；气候方面，前年花原基形成时期的气温和降水是影响结实量的核心驱动因素。

(3)红松的生殖发育全过程可分为花原基形成及越冬、幼果形成及越冬、幼果发育和成熟 3 个阶段。花原基形成期的气候条件对结实量具有决定性作用。温暖干燥的花原基发育前期、凉爽湿润的花原基形成期，以及高温湿润且降水充沛的幼果受精成熟期均有助于提高单木松塔产量。基于此，建议在花原基形成的关键时期采取适宜的水分管理、土壤改良与病虫害防治措施，并在幼果发育期通过疏伐、施肥和水分调控提升幼果成熟率。

(4)模型能清晰识别丰年、平年与歉年的差异：歉年几乎不产塔；平年产塔概率为 0.5，且数量介于 1 ~ 9 个之间；丰年产塔概率高，且可能产出较多松

塔。未考虑气候因子的模型易低估产量，而改进模型对丰年结实量的预测更为准确，但对平年略有高估。引入样木混合效应后，预测值更加稳定且更贴近实际林分生长规律。具体表现为幼树阶段结塔数量少或几乎不结塔；当林分平均胸径达 25 cm 时，进入结塔高峰期；混合效应模型达到结塔峰值的时间较基础模型延后，产量略有降低。此外，不同地区的经营目标与管理措施（如疏伐、施肥）可能导致产量差异，未来可进一步量化管理、土壤及病虫害等因素的影响。

综上，本研究建立的基于气候因子的单木随机效应模型能够准确模拟黑龙江人工红松单株结实量的动态变化，并符合丰歉年交替的周期性规律。模型结果表明，科学调控各发育阶段的水热条件并优化营林措施，可显著提升红松松塔产量。此外，已有研究[20]表明冠幅亦是影响红松结实的重要因素，未来研究可将冠幅及树冠结构特征纳入模型，以进一步提高预测精度。本研究构建的模型不仅为气候变化背景下红松果材兼用林的可持续经营提供了决策工具，也为东北地区人工林多目标管理与适应性经营奠定了模型基础，对促进区域林业经济高质量发展具有重要意义。

参 考 文 献

[1] Jin X, Pukkala T, Li F, et al. Optimal management of Korean pine plantations in multifunctional forestry [J]. Journal of Forestry Research, 2017, 28(5): 1027−1037.

[2] Shen H L. Korean pine as a nut production species in China - present situation and future development [J]. Acta Horticulturae, 2003(620): 187−191.

[3] Zhang Z, Zhang H, Yang C, et al. Clonal variations in nutritional components of *Pinus koreansis* seeds collected from seed orchards in Northeastern China [J]. Journal of Forestry Research, 2016, 27(2): 295−311.

[4] 陆元昌, Werner Schindele, 刘宪钊, 等. 多功能目标下的近自然森林经营作业法研究 [J]. 西南林业大学学报, 2011, 31(4): 1−6,11.
Lu Y C, Schindele W, Liu X Z, et al. Study on operation system towards close-to-nature forest based on multi-function purposes [J]. Journal of Southwest Forestry University, 2011, 31(4): 1−6,11.

[5] 张振, 张含国, 周宇, 等. 红松多无性系群体的种实性状变异研究 [J]. 北京林业大学学报, 2015, 37(2): 67−78.
Zhang Z, Zhang H G, Zhou Y, et al. Variation of seed characters in Korean pine (*Pinus koraiensis*) multi-clonal populations [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2015, 37(2): 67−78.

[6] 莫迟, 张海啸, 张磊, 等. 红松不同杂交组合种实形态与营养成分变异研究 [J]. 植物研究, 2017, 37(5): 700−708.
Mo C, Zhang H X, Zhang L, et al. Variations in nutrition compositions and morphology characteristics in different hybrid combination of Korean pine(*Pinus koraiensis*) [J]. Bulletin of Botanical Research, 2017, 37(5): 700−708.

[7] 程春香, 毛子军, 靳世波, 等. 小兴安岭北部原始阔叶红松林红松结实气候敏感性及其种子年机制探讨 [J]. 植物研究, 2017, 37(1): 118−127.
Cheng C X, Mao Z J, Jin S B, et al. Sensitivity of fruiting for *Pinus koraiensis* to climate change and mechanisms of masting in the original broad-leaved Korean pine forest in north Xiaoxing'an Mountain, China [J]. Bulletin of Botanical Research, 2017, 37(1): 118−127.

[8] 李虹谕. 红松开花结实规律研究进展 [J]. 辽宁林业科技, 2021(2): 52−54,69.
Li H Y. Research progress of flowering and fruiting rule of Korean pine [J]. Liaoning Forestry Science and Technology, 2021(2): 52−54,69.

[9] 张金虎. 红松人工林结实的密度效应及其周期结实模型的建立 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2016.
Zhang J H. The effects of stand density on cone yield and establishment of period cone yield model for Korean pine plantation[D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2016.

[10] Ayari A, Zubizarreta-Gerendiain A, Tome M, et al. Stand, tree and crown variables affecting cone crop and seed yield of Aleppo pine forests in different bioclimatic regions of Tunisia [J]. Forest Systems, 2012, 21(1): 128−140.

[11] Gonçalves A C, Afonso A, Pereira D G, et al. Influence of umbrella pine (*Pinus pinea* L.) stand type and tree characteristics on cone production [J]. Agroforestry Systems, 2017, 91(6): 1019−1030.

[12] Haymes K L, Fox G A. Variation among individuals in cone production in *Pinus palustris* (Pinaceae) [J]. American Journal of Botany, 2012, 99(4): 640−645.

[13] Loewe-Muñoz V, Balzarini M, Delard C, et al. Inter-annual variability of *Pinus pinea* L. cone productivity in a non-native habitat [J]. New Forests, 2020, 51(6): 1055−1068.

[14] 孙文生, 任军. 地形因素对红松结实数量影响的研究 [J]. 吉林林业科技, 2000, 29(5): 14−16.
Sun W S, Ren J. Influence of topography on *Pinus koraiensis* cone bearing [J]. Journal of Jilin Forestry Science and Technology, 2000, 29(5): 14−16.

[15] 宁晓光, 赵鹏, 崔崧. 影响红松开花结实的主要因素分析 [J]. 林业科技情报, 2009, 41(2): 23−24.
Ning X G, Zhao P, Cui S. Dominant factor of affecting blooming and burliness of Korean pine [J]. Forestry Science and Technology Information, 2009, 41(2): 23−24.

[16] 张文涛, 王卓晖, 谢遵俊, 等. 施肥对红松天然林林木生长和结实的影响 [J]. 吉林林业科技, 2022, 51(4): 6−12.
Zhang W T, Wang Z H, Xie Z J, et al. Effect of fertilization on growth and fruiting of natural *Pinus koraiensis* forest [J]. Journal of Jilin Forestry Science and Technology, 2022, 51(4): 6−12.

[17] Nguyen T T, Tai D T, Zhang P, et al. Effect of thinning intensity on tree growth and temporal variation of seed and cone production in a *Pinus koraiensis* plantation [J]. Journal of Forestry Research, 2019, 30(3): 835−845.

[18] Stoehr M, Hollefreund C, Webber J, et al. Effects of crown-pruning on seed and pollen cone production in two lodgepole pine seed orchards in British Columbia [J]. New Forests, 1995, 10(2): 133−143.

[19] 王君, 于海洋, 徐宝福, 等. 天然红松林结实量预测模型的初步

构建 [J]. 北华大学学报 (自然科学版), 2018, 19(5): 588−594.
Wang J, Yu H Y, Xu B F, et al. Preliminary construction on prediction model of nut yield of natural Korean pine [J]. Journal of Beihua University (Natural Science), 2018, 19(5): 588−594.

[20] 李玲玲, 李凤日, 贾炜玮, 等. 红松人工林林木果实产量预估模型 [J]. 植物研究, 2014, 34(3): 349−355.
Li L L, Li F R, Jia W W, et al. Prediction model of nut yields for Korean pine plantation [J]. Bulletin of Botanical Research, 2014, 34(3): 349−355.

[21] Calama R, Mutke S, Tomé J, et al. Modelling spatial and temporal variability in a zero-inflated variable: the case of stone pine (*Pinus pinea* L.) cone production [J]. Ecological Modelling, 2011, 222(3): 606−618.

[22] Jin X, Li F, Pukkala T, et al. Modelling the cone yields of Korean pine [J]. Forest Ecology and Management, 2020, 464: 118086.

[23] Mutke S, Gordo J, Gil L. Variability of Mediterranean Stone pine cone production: yield loss as response to climate change [J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2005, 132(3−4): 263−272.

[24] Mooney K A, Linhart Y B, Snyder M A. Masting in ponderosa pine: comparisons of pollen and seed over space and time [J]. Oecologia, 2011, 165(3): 651−661.

[25] 臧颢. 区域尺度气候敏感的落叶松人工林林分生长模型 [D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2016.
Zang H. Regional-scale climate-sensitive stand growth models for larch plantations [D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry, 2016.

[26] Kellomäki 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(1501): 2339−2349.

[27] 程春香, 毛子军, 靳世波, 等. 小兴安岭丰林世界生物圈自然保护区红松结实规律及其关键影响因子 [C]. 宜兴: 第八届全国优秀青年气象科技工作者学术研讨会, 2014: 6.
Cheng C X, Mao Z J, Jin S B, et al. Fruiting law of Korean pine and major controlling factors in Fenglin Nature Reserve of World Biosphere in Xiaoxing'an Mountain, China [C]. Yixing: the 8th National Symposium on Outstanding Young Meteorological Science and Technology Workers, 2014: 6.

[28] 王行轩, 张安, 王伟, 等. 提高红松无性系种子园树木座果率的研究 [J]. 东北林业大学学报, 1993, 21(2): 8−13.
Wang X X, Zhang A, Wang W, et al. Increasing the percentage of fertile cone of Korean pine in clonal seed orchard [J]. Journal of Northeast Forestry University, 1993, 21(2): 8−13.

[29] 尚福强. 影响红松幼龄林结实的因素 [J]. 林业科技通讯, 2019(6): 108−110.
Shang F Q. Factors affecting the fruiting of young *Pinus koraiensis* forests [J]. Forest Science and Technology, 2019(6): 108−110.

[30] Pukkala T, Hokkanen T, Nikkanen T. Prediction models for the annual seed crop of Norway spruce and Scots pine in Finland [J]. Silva Fennica, 2010, 44(4): 629−642.

[31] 吴玉影, 王凤玲, 潘华盛. 黑龙江气候变暖的分析 [J]. 黑龙江气象, 2012, 29(3): 14−15.
Wu Y Y, Wang F L, Pan H S. Analysis of climate warming in Heilongjiang Province [J]. Heilongjiang Meteorology, 2012, 29(3): 14−15.

[32] 杨鑫, 王建军, 杜志, 等. 基于气候因子的兴安落叶松天然林单木直径生长模型构建 [J]. 北京林业大学学报, 2022, 44(8): 1−11.
Yang X, Wang J J, Du Z, et al. Development of individual-tree diameter increment model for natural *Larix gmelinii* forests based on climatic factors [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2022, 44(8): 1−11.

[33] 郑杨. 黑龙江省孟家岗林场人工红松枝条分布数量的研究 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2016.
Zheng Y. The study of branch quantity distribution simulation for *Pinus koraiensis* plantation in Mengjiagang Forest Farm in Heilongjiang Province[D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2016.

[34] Wang T, Wang G, Innes J L, et al. ClimateAP: an application for dynamic local downscaling of historical and future climate data in Asia Pacific [J]. Frontiers of Agricultural Science and Engineering, 2017, 4(4): 448.

[35] Daly C, Gibson W P, Taylor G H, et al. A knowledge-based approach to the statistical mapping of climate [J]. Climate Research, 2002, 22: 99−113.

[36] 康海军. 气候变化条件下杉木人工林适应性经营研究 [D]. 福州: 福建农林大学, 2016.
Kang H J. Study on the adaptive management of Chinese fir plantations to climate change[D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2016.

[37] Yu D, Liu J, Benard J L, et al. Spatial variation and temporal instability in the climate−growth relationship of Korean pine in the Changbai Mountain region of Northeast China [J]. Forest Ecology and Management, 2013, 300: 96−105.

[38] 刘敏, 毛子军, 厉悦, 等. 凉水自然保护区不同皮型红松径向生长对气候的响应 [J]. 应用生态学报, 2014, 25(9): 2511−2520.
Liu M, Mao Z J, Li Y, et al. Climatic effects on radial growth of Korean pines with different bark forms in Liangshui Natural Reserve, Northeast China [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2014, 25(9): 2511−2520.

[39] 张弛, 田国梁, 刘寅. 零截断及零调整离散模型的计数数据分析方法的新进展之综述研究 [J]. 应用概率统计, 2021, 37(3): 303−330.
Zhang C, Tian G L, Liu Y. Advances of the zero truncated and zero inflated/adjusted discrete models in count data analyses [J]. Chinese Journal of Applied Probability and Statistics, 2021, 37(3): 303−330.

[40] 张雄清, 雷渊才, 雷相东, 等. 基于计数模型方法的林分枯损研究 [J]. 林业科学, 2012, 48(8): 54−61.
Zhang X Q, Lei Y C, Lei X D, et al. Predicting stand-level mortality with count data models [J]. Scientia Silvae Sinicae, 2012, 48(8): 54−61.

[41] Trøjelsgaard K, Olesen J M. Macroecology of pollination networks [J]. Global Ecology and Biogeography, 2013, 22(2): 149−162.

（责任编辑　孟　瑶
责任编委　张会儒）