

尾巨桉人工林生物量分配格局的林龄效应及 异速生长方程优化

曹昊阳, 杜阿朋, 许宇星, 竹万宽, 黄润霞, 刘宇升, 王志超

(中国林业科学研究院速生树木研究所 广东湛江桉树林生态系统国家定位观测研究站, 广东 湛江 524022)

摘要: 【目的】分析桉树 *Eucalyptus* spp. 人工林生物量分配格局随林龄的变化特征, 为精准评估中国桉树产业碳储量及碳汇提供理论依据和数据支持。【方法】以雷州半岛尾巨桉 *E. urophylla*×*E. grandis* 人工林为研究对象, 采用整株收获法测定 1、2、3、6、10 年生的 57 株尾巨桉各器官的生物量, 并利用胸径 (D_{BH})、树高 (H) 和胸径-树高 ($D_{BH}^2 H$ 和 $D_{BH} H$) 作为自变量分别建立不加入林龄变量与加入林龄变量的各器官生物量、地上生物量和总生物量的异速生长模型, 进而筛选最优模型。【结果】尾巨桉各器官的生物量均随林龄增大而增大, 但各器官生物量占总生物量的比例随林龄变化的特征并不相同, 其中干生物量占比随林龄的增大而增大, 由 1 年生的 45.21% 增长至 10 年生的 68.25%; 枝和叶的生物量占比则随林龄的增大而减小, 分别由 1 年生的 19.43% 和 16.31% 减少至 10 年生的 10.51% 和 2.91%; 根生物量占比随林龄先增大后减小, 由 1 年生的 19.05% 增长至 3 年生的 25.21% 后, 逐渐下降到 10 年生的 18.33%。尾巨桉的根冠比为 0.16~0.39。在各器官生物量最优模型选择上, 以 D_{BH} 为自变量且未加入林龄变量的模型对根生物量和总生物量的预测优于其他模型; 以 $D_{BH}^2 H$ 为自变量且加入林龄变量的模型对叶生物量和地上生物量的预测最佳; 以 D_{BH} 、 H 和林龄 3 个变量为自变量的模型对枝生物量的预测最佳; 在对干生物量的预测精度对比中, 以 $D_{BH} H$ 与以 $D_{BH}^2 H$ +林龄为自变量的预测模型之间无显著差异, 均能较好地预测干生物量。【结论】林龄对尾巨桉人工林各器官生物量分配比例影响较大, 加入了林龄的异速生长模型对桉树人工林枝、叶和地上生物量的预测精度显著改善。图 2 表 4 参 45

关键词: 尾巨桉; 林龄; 生物量; 分配格局; 异速生长模型

中图分类号: S718.5 文献标志码: A 文章编号: 2095-0756(2024)06-1124-10

Age effect on biomass distribution pattern and optimization of allometric growth equation in *Eucalyptus urophylla*×*E. grandis* plantations

CAO Haoyang, DU Apeng, XU Yuxing, ZHU Wankuan, HUANG Runxia, LIU Yusheng, WANG Zhichao

(National Positioning Observation and Research Station of Eucalyptus Forest Ecosystem in Zhanjiang, Research Institute
of Fast-growing Trees, Chinese Academy of Forestry, Zhanjiang 524022, Guangdong, China)

Abstract: **[Objective]** This study aims to analyze the biomass distribution pattern of *Eucalyptus* plantations at different ages, so as to provide theoretical basis and data support for accurate assessment of carbon storage and carbon sink in China's *Eucalyptus* industry. **[Method]** *Eucalyptus urophylla*×*E. grandis* plantation in Leizhou Peninsula was taken as the research object. The whole-plant harvesting method was used to measure the biomass of various organs in 57 trees aged 1, 2, 3, 6 and 10. Using diameter at breast height (D_{BH}), height (H),

收稿日期: 2024-02-14; 修回日期: 2024-05-26

基金项目: 广西壮族自治区重点研发计划项目(桂科 AB23026010); 国家重点研发计划项目(2023YFD2201005); 广
东省林业科技创新项目(2022KJCX020); 广东湛江桉树林生态系统国家定位观测研究站运行项目
(KS2024160017); 林业生态网络监测平台运行项目(2024CG232)

作者简介: 曹昊阳 (ORCID: 0009-0005-3224-0644), 从事桉树人工林生态系统结构与功能研究。E-mail: caohy1999@outlook.com。通信作者: 王志超 (ORCID: 0000-0003-3945-3755), 副研究员, 从事森林生态水文研究。
E-mail: wzc2254@163.com

and diameter at breast height-tree height (D_{BH}^2H and $D_{BH}H$) as independent variables, allometric growth models for organ biomass, aboveground biomass, and total biomass without and with age variables were established, respectively, to screen for the optimal model. [Result] The biomass of different parts of *E. urophylla* \times *E. grandis* increased with age, but the proportion of each organ to the total biomass varied with age. The proportion of stem biomass increased with age, from 45.21% at 1 year old to 68.25% at 10 years old, whereas the proportion of branch and leaf biomass decreased with forest age, from 19.43% and 16.31% at 1 year old to 10.51% and 2.91% at 10 years old, respectively. The proportion of root biomass first increased from 19.05% at 1 year old to 25.21% at 3 years old, and then gradually decreased to 18.33% at 10 years old. The root to shoot ratio of *E. urophylla* \times *E. grandis* ranged from 0.16 to 0.39. In selecting the optimal model for biomass of various organs, the model with D_{BH} as the independent variable (without age variable) had better predictions for root biomass and total biomass than other models. The model with D_{BH}^2H plus age as independent variables had the best predictions for leaf biomass and aboveground biomass. The model with D_{BH} , H , and age as independent variables had the best predictions for branch biomass. Regarding the prediction accuracy for stem biomass, there was no significant difference between the prediction models with $D_{BH}H$ and D_{BH}^2H plus age as independent variables, and both models could predict stem biomass well. [Conclusion] Forest age has significant impacts on the biomass allocation ratio of various organs in *E. urophylla* \times *E. grandis* plantations. The prediction accuracy of branch, leaf, and aboveground biomass in *E. urophylla* \times *E. grandis* plantations significantly improves if forest age is included in the allometric growth model. [Ch, 2 fig. 4 tab. 45 ref.]

Key words: *Eucalyptus urophylla* \times *E. grandis*; forest age; biomass; distribution pattern; allometric growth model

森林生物量是森林碳储量的主要载体, 约占陆地碳库的 45% 和全球碳库的 31%, 在维系陆地碳循环和稳定全球气候方面发挥着主导作用, 因此准确估算乔木和林分生物量对于评估森林生态系统碳储量、碳汇及生态系统服务功能至关重要^[1]。异速生长方程是将林木的胸径 (D_{BH}) 和树高 (H) 等易测因子转换为林分生物量的常用方法^[2-3]。该方法结构简单、精确度高并且可以获得树木各器官生物量的分配规律, 已被广泛应用于树木生物量的估算^[4-5]。树木的异速生长关系受树种、林龄、竞争关系、立地条件以及气候等因素的综合影响^[6-7], 如何研发高精度的异速生长方程一直是国内外学者研究的重点。

以往的研究大多采用幂函数且多利用 D_{BH} 作为预测变量, 建立异速生长方程估算树木生物量^[3, 8-11]。有研究认为: 树木的高径比更能反映树木的形状, 因此将 H 作为额外的预测变量来建立异速生长方程, 这比仅基于 D_{BH} 建立的异速生长方程的预测精度要高^[12]。还有研究发现: 树冠直径可以作为树木生物量的预测变量, 且树冠直径的加入可改善生物量的预测精度^[13-14]。此外, 树木的异速生长关系并非静态。随着林分的生长, 微立地条件(如光照和土壤养分)以及单株树木之间相互作用关系都会发生巨大变化, 这将导致树木的树形、树冠结构和根系特征发生变化, 进而导致各组分生物量分配比例及其异速生长关系发生变化^[7]。因此, 采用没有考虑林龄的特定异速生长方程参数估算各组分生物量时可能出现较大误差^[15-16]。总之, 在异速生长关系的众多影响因素中, 选择最优参数组合作为预测变量来建立异速生长方程, 是提高异速生长方程预测精度的核心。

桉树 *Eucalyptus* 是中国南方重要的速生丰产林树种之一, 种植面积已达 546 万 hm^2 ^[17], 其巨大的林分生产力和碳汇功能, 关系着中国的木材供给安全和碳收支平衡, 因此对桉树人工林生物量的精确估算意义重大。以往很多研究已对中国桉树人工林建立了异速生长方程, 如杨忠等^[18]对元谋干热河谷桉树人工林的研究发现: 幂函数可较真实地反映桉树生物量随 D_{BH} 及 H 的变化趋势; 张利丽等^[19]建立了仅使用 D_{BH} 的雷州半岛尾巨桉 *Eucalyptus urophylla* \times *E. grandis* 人工林生物量各器官的异速生长模型; 揭凡等^[20]基于已发布文献数据, 建立了桉树人工林地上部分和地下部分生物量异速生长模型。这些异速生长方程的研究大部分未加入林龄因素, 也不清楚桉树的哪些生长指标受到林龄的显著影响, 这限制了对中国桉

树人工林碳储量及其固碳潜力的精确估算。为此,本研究以中国种植面积最大的尾巨桉为研究对象,采用整株收获法,测定1、2、3、6、10年生的57株尾巨桉各器官的生物量,分析其生物量分配格局随林龄的变化特征,并基于 H 、 D_{BH} 和林龄建立了各器官不同的异速生长模型,探讨不同异速生长模型的预测精度差异,确定加入林龄后预测精度显著提高的异速生长模型。研究结果可为桉树异速生长模型的优化提供参考,并为中国桉树产业碳储量及碳汇精准评估提供理论依据和数据支持。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况及样地设置

1.1.1 研究区概况 试验地设置于广东湛江桉树人工林生态系统国家定位观测研究站内($21^{\circ}16'N$, $110^{\circ}05'E$)。海拔为80~220 m。根据1980—2020年的长期气象记录,该地属南亚热带海洋性季风气候,年平均降水量为1760.9 mm,其中77%~85%出现在雨季(5—10月)。年平均气温为23.1 ℃。最低气温为1.4 ℃,出现在1月;最高气温为38.1 ℃,出现在7月,年相对湿度为80.4%^[21]。根据世界土壤资源参考基准,该地区土壤属于由玄武岩风化沉积物发育的暗红湿润铁铝土,土壤呈酸性,0~80 cm土层土壤的平均pH为4.9^[22]。

1.1.2 样地设置 本研究选取的5个林龄(1、2、3、6和10 a)的尾巨桉人工林均为平地造林,造林无性系为DH32-29,造林方式均为挖穴造林,造林密度均为1666株·hm⁻²。任意2块林分间直线距离均小于1 km,立地差异小,且经营方式完全相同。在每个林龄的尾巨桉人工林中分别建立3个20 m×20 m的正方形样地。对每个样地进行每木检尺,记录胸径(D_{BH})和树高(H),按径阶选取样树,其中1、2年生采用1 cm整化,3年生采用2 cm整化,6、10年生采用3 cm整化(表1)。整株收割,测量其生物量。

表1 样木的基本信息

Table 1 Basic informations of sample woods

林分年 龄/a	平均胸 径/cm	平均树 高/m	径阶范 围/cm	样本 数量	活立木密度/ (株·hm ⁻²)	林分年 龄/a	平均胸 径/cm	平均树 高/m	径阶范 围/cm	样本 数量	活立木密度/ (株·hm ⁻²)
1	4.92±0.92	5.27±0.90	3.00~4.00	3	1 666	3	10.95±1.79	12.51±0.87	7.00~9.00	3	1 616
			4.00~5.00	3					9.00~11.00	3	
			5.00~6.00	3					11.00~13.00	3	
			6.00~7.00	3					8.00~11.00	3	1 449
			5.00~6.00	3					11.00~14.00	3	
			6.00~7.00	3					14.00~17.00	3	
2	8.71±1.37	11.81±1.38	7.00~8.00	3	1 616	6	12.62±2.80	16.09±1.95	18.00~21.00	3	1 366
			8.00~9.00	3					21.00~24.00	3	
			9.00~10.00	3					24.00~27.00	3	
			10.00~11.00	3							

说明:径阶数值采用上限排除法,平均胸径与平均树高的表示形式为平均值±标准差。

1.2 生物量的具体测定方法

用油锯砍伐尾巨桉样树,测量树高、冠幅、胸径和枝下高。在测定干全长的同时,将干按照2 m规格分成若干木段(在1.3~2.0 m处额外增加1段),在每个区分段底直径的位置截取圆盘,所余不足2 m长度的干为梢头木,在梢头木底直径的位置也截取圆盘,称取全部木段与圆盘质量,作为干鲜质量。将枝从每个木段上分离,并将叶从枝上完全分离,在原地分别称取枝及叶鲜质量。在1株树中均匀收集圆盘、叶和枝的样本各50 g,送至实验室。

根生物量的测量采用人工挖掘法。首先挖掘树桩,后挖掘其余的根系,并尽可能挖掘至根尖。清理粘附在根上的泥土,并在原地称其鲜质量。称量后收集树桩与根的样本50 g,送至实验室。

将干、枝、叶、树桩和根的样本在恒温干燥箱中以85 ℃烘烤至恒量,计算各部分的含水量。树木各器官干质量均利用含水量由鲜质量换算。地上生物量为干、枝、叶生物量之和;根生物量为树桩与根生物量之和。将其相加得到单株树木总生物量,并计算出各林龄树木不同器官及整株平均生物量。

1.3 数据处理

分别计算每个林龄尾巨桉各器官生物量的平均值、各器官生物量占总生物量的百分比, 及根生物量与地上部分生物量、叶生物量与干生物量、枝生物量与干生物量的比值, 并研究其变化与林龄变化之间关系。绘制树木各器官生物量与地上部分生物量的关系。

本研究参考 XIANG 等^[23] 的异速生长模型, 将所有变量经过自然对数转换后(确保各变量之间的线性关系并使其满足异方差的要求), 采用单独的胸径(D_{BH})、单独的树高(H)、胸径和树高的组合(D_{BH}^2H), 以及胸径(D_{BH})和树高(H)同时作为预测变量 4 种模型形式来建立不包含林龄的各器官异速生长模型 1~24。另外, 又将林龄作为补充变量引入上述 4 种模型形式, 同时考虑林龄的个体效应及其与其他预测变量(即 D_{BH} 、 H 和 D_{BH}^2H)间的交互效应, 建立包含林龄的各器官异速生长模型 25~48, 以验证引入林龄是否可以提升模型对生物量预测的准确性。

在以前的研究中, 只有使用最广泛的 2 个方程, 即 D_{BH} 模型和 D_{BH}^2H 模型有加入林龄的拟合研究。在本研究中则对上述所有方程均加入了林龄作为拟合变量, 且同时选取每个树木器官的包含了林龄的最佳拟合方程。另外, 由于对生物量进行对数转换会对回归估计带来偏差, 因此, 将用于预测的模型反向转换时需要计算矫正因子(F_C)进行偏差矫正^[11]。

本研究采用 R-3.6.3 的 nlme 包对模型进行拟合, 并估计截距、斜率和树木各器官生物量与预测变量的固定效应之间的关系。

1.4 模型的检验

对于拟合的结果, 计算赤池信息准则(C_{AI})^[24] 和残差标准误(E_{RS}), 以确定模型的适用性。同时, 为了比较各模型的拟合优度, 随机选取 70% 的数据进行模型拟合, 另外 30% 用于验证模型拟合能力。将验证集中使用模型计算的预测值与树木生物量的实测值进行对比, 利用调整决定系数(R_{adj}^2)和平均预测误差(E_{MP})估计模型拟合优度。

本研究利用 R-3.6.3 进行数据分析, 利用 Origin 2022 绘图。

2 结果与分析

2.1 不同林龄尾巨桉生物量分配格局

由图 1A 可知: 尾巨桉各器官平均单株生物量随林龄增长而增加, 其中干生物量由 1 年生的 $2.62 \text{ kg} \cdot \text{株}^{-1}$ 增长至 10 年生的 $206.67 \text{ kg} \cdot \text{株}^{-1}$; 枝生物量由 1 年生的 $1.13 \text{ kg} \cdot \text{株}^{-1}$ 增长至 10 年生的 $31.81 \text{ kg} \cdot \text{株}^{-1}$; 叶生物量由 1 年生的 $0.95 \text{ kg} \cdot \text{株}^{-1}$ 增加至 10 年生的 $8.81 \text{ kg} \cdot \text{株}^{-1}$; 根生物量由 1 年生的 $1.10 \text{ kg} \cdot \text{株}^{-1}$ 增加至 10 年生的 $55.52 \text{ kg} \cdot \text{株}^{-1}$ 。在所有林龄中, 干生物量均最大, 其在总生物量中的占比随林龄增加而增加, 从 1 年生的 45.21% 增加至 10 年生的 68.25%, 叶生物量及枝生物量均随林龄的增加而呈下降趋势, 其中叶生物量占比由 1 年生的 16.31% 下降至 10 年生的 2.91%, 枝生物量占比由 1 年生的 19.43% 下降至 10 年生的 10.51%。根生物量随年龄的变化则呈相对稳定趋势, 自 19.05% 上升至 25.21% 后, 又回落至 18.33%(图 1B)。

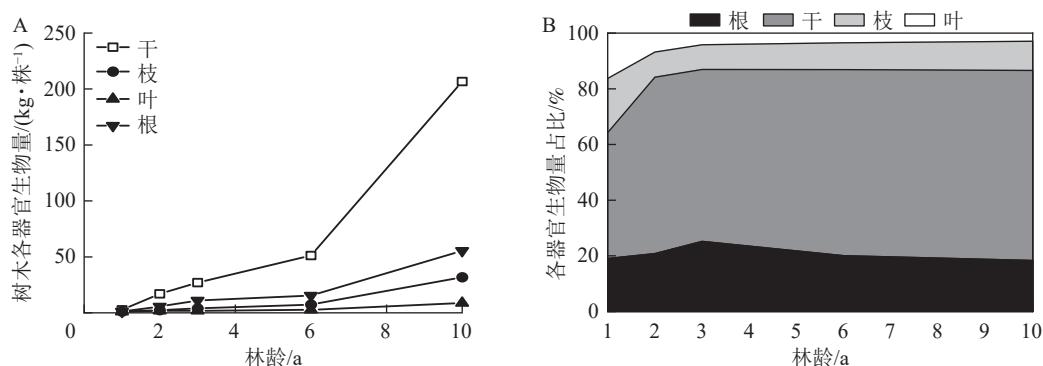


图 1 不同林龄尾巨桉生物量分配格局

Figure 1 Patterns of biomass allocation in *E. urophylla* × *E. grandis* at different stand ages

各器官生物量与地上生物量呈现出显著的线性关系(图2),其中干生物量的回归斜率最高,为0.849,决定系数(R^2)为0.998;叶生物量的回归斜率最低,为0.030, R^2 为0.900;枝和根生物量的回归斜率分别为0.121和0.208, R^2 分别为0.923和0.884。这说明随着地上生物量的增加,各器官生物量的增长率不同,从大到小依次为干、根、枝、叶。由表2可见:根生物量与地上生物量的比值(根冠比)在各林龄间的平均值由0.235增加至0.337,后下降至0.225,总体趋势平稳。多重比较后发现:1、2、6、10年生林龄间根冠比数值无显著差异,所有林龄根冠比平均值为0.26。枝生物量与干生物量的比在2年生之前下降,此后维持在0.14左右。叶生物量与干生物量比在1~2年生时急剧下降,由0.361降至0.107,在3~10年生时略微下降(0.043~0.068)。

表2 尾巨桉各器官间单株生物量比率随林龄的变化

Table 2 Changes in single-tree biomass ratios among various organs of *E. urophylla*×*E. grandis* with stand age

林龄/a	根生物量/ 地上生物量	枝生物量/ 干生物量	叶生物量/ 干生物量	林龄/a	根生物量/ 地上生物量	枝生物量/ 干生物量	叶生物量/ 干生物量
1	0.235	0.430	0.361	6	0.251	0.144	0.052
2	0.263	0.143	0.107	10	0.225	0.154	0.043
3	0.337	0.144	0.068				

2.2 不含林龄的生物量异速生长方程

对尾巨桉各器官(根、枝、干、叶),地上生物量及总生物量进行回归分析,共建立24个不含林龄的尾巨桉生物量异速生长模型(表3)。依据 R^2_{adj} 、 E_{MP} 和 C_{AI} 对模型拟合效果进行评价。评价结果表明:干生物量最优模型为模型4(D_{BH} 和 H 模型), $R^2_{adj}=0.992$, $E_{MP}=6.532\%$;枝生物量最优模型为模型8(D_{BH} 和 H 模型), $R^2_{adj}=0.880$, $E_{MP}=4.654\%$;叶生物量最佳模型为模型12(D_{BH} 和 H 模型), $R^2_{adj}=0.684$, $E_{MP}=3.131\%$;根生物量最优模型为模型13(D_{BH} 模型), $R^2_{adj}=0.961$, $E_{MP}=5.702\%$ 。对地上生物量和总生物量的拟合发现,无最大 R^2_{adj} 和最小 E_{MP} 的组合,因此引入 C_{AI} 作为辅助评价指标。选取地上生物量各模型中具有最大 R^2_{adj} 的模型17和具有最小 E_{MP} 的模型20,并选取 C_{AI} 最小的模型。对总生物量各模型采用相同选择方式,在模型21和模型24中,选取 C_{AI} 最小的模型,即地上生物量最优拟合模型为模型17(D_{BH} 模型),总生物量最优拟合模型为模型21(D_{BH} 模型)。

2.3 加入林龄的生物量异速生长模型

将林龄作为自变量加入后再次进行回归分析,建立了加入林龄自变量的生物量异速生长模型共24个(表4),其中树干生物量最优模型为模型27(D_{BH} 和 H +林龄模型), $R^2_{adj}=0.993$, $E_{MP}=7.167\%$;枝生物量最优模型为模型32(D_{BH} 和 H +林龄模型), $R^2_{adj}=0.894$, $E_{MP}=3.931\%$;根生物量最优模型为模型37(D_{BH} +林龄模型), $R^2_{adj}=0.959$, $E_{MP}=7.164\%$;叶生物量、地上生物量及总生物量无最大 R^2_{adj} 和最小 E_{MP} 的组合。对于叶生物量,仅有模型35的 R^2_{adj} 在0.9以上,因此可认为模型35为最佳模型(D_{BH}^2H +林龄模型)。对于地上生物量和总生物量,和不含林龄的异速生长模型选取的方式相同,于模型43、模型44和模型47、模型48中分别选取 C_{AI} 最低拟合方程,得出地上生物量最优模型为模型43(D_{BH}^2H +林龄模型),总生物量最优模型为模型47(D_{BH}^2H +林龄模型)。

2.4 最优模型的选择

将不含林龄的各器官异速生长方程和加入林龄的各器官异速生长方程对比。在干水平上,不含林龄的异速生长方程最优模型为模型4,加入林龄后的异速生长方程最优模型为模型27。将两者进行比较,模型4的 R^2_{adj} 小于模型27,模型27的 E_{MP} 大于模型4,且两者 R^2_{adj} 均大于0.99,将两者的预测值进行

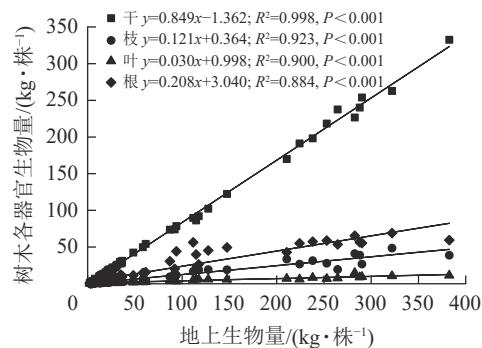


图2 尾巨桉各器官单株生物量与地上生物量拟合

Figure 2 Fitting of individual tree biomass of various organs of *E. urophylla*×*E. grandis* with aboveground biomass

表3 桉树人工林各器官不含林龄的生物量估测模型

Table 3 Models for estimating biomass of eucalyptus plantation forests by organ without stand age

模型编号	因变量	预测变量	β_{i0}	β_{i1}	β_{i2}	E_{RS}	F_C	C_{AI}	R^2_{adj}	$E_{MP}/\%$
1	$\ln B_{st}$	$\ln D_{BH}$	-3.390***	2.819***		0.198	1.020	-2.796	0.988	15.329
2		$\ln H$	-4.294***	2.992***		0.379	1.074	45.139	0.760	31.771
3		$\ln(D_{BH}^2 H)$	-3.839***	0.981***		0.127	1.008	-35.879	0.991	6.594
4		$\ln D_{BH} + \ln H$	-3.819***	2.008***	0.931***	0.126	1.008	-28.036	0.992	6.532
5	$\ln B_{br}$	$\ln D_{BH}$	-3.900***	2.266***		0.411	1.088	51.183	0.779	8.105
6		$\ln H$	-3.980***	2.139***		0.738	1.313	94.521	0.337	12.947
7		$\ln(D_{BH}^2 H)$	-4.073***	0.761***		0.509	1.138	67.036	0.660	9.651
8		$\ln D_{BH} + \ln H$	-3.078***	3.820***	-1.783***	0.289	1.043	33.141	0.880	4.654
9	$\ln B_{lf}$	$\ln D_{BH}$	-2.752***	1.443***		0.309	1.049	30.082	0.615	4.669
10		$\ln H$	-2.635***	1.367***		0.494	1.130	64.880	0.294	6.724
11		$\ln(D_{BH}^2 H)$	-2.685***	0.485***		0.362	1.068	41.757	0.529	5.378
12		$\ln D_{BH} + \ln H$	-2.070***	2.392***	-1.089***	0.252	1.032	23.012	0.684	3.131
13	$\ln B_{rt}$	$\ln D_{BH}$	-3.878***	2.546***		0.296	1.045	26.836	0.961	5.702
14		$\ln H$	-4.529***	2.634***		0.515	1.142	67.830	0.583	16.449
15		$\ln D_{BH}^2 H$	-4.235***	0.879***		0.315	1.051	31.470	0.891	8.424
16		$\ln D_{BH} + \ln H$	-3.968***	2.375***	0.195	0.294	1.044	34.402	0.944	5.982
17	$\ln B_{ab}$	$\ln D_{BH}$	-2.520***	2.563***		0.151	1.011	-23.122	0.984	15.244
18		$\ln H$	-3.179***	2.653***		0.448	1.105	57.539	0.662	51.487
19		$\ln(D_{BH}^2 H)$	-2.881***	0.885***		0.184	1.017	-8.271	0.942	18.871
20		$\ln D_{BH} + \ln H$	-2.616***	2.380***	0.210	0.147	1.011	-17.100	0.977	13.434
21	$\ln B_{tt}$	$\ln D_{BH}$	-2.284***	2.558***		0.161	1.013	-18.204	0.988	17.691
22		$\ln H$	-2.940***	2.648***		0.451	1.107	58.157	0.655	67.534
23		$\ln(D_{BH}^2 H)$	-2.644***	0.883***		0.193	1.019	-4.695	0.940	25.156
24		$\ln D_{BH} + \ln H$	-2.378***	2.380***	0.204	0.157	1.012	-11.837	0.980	16.482

说明: B_{st} 干生物量; B_{br} 枝生物量; B_{lf} 叶生物量; B_{rt} 根生物量; B_{ab} 地上生物量; B_{tt} 总生物量。 E_{RS} 残差标准误; F_C 纠正因子; C_{AI} 赤池信息准则; E_{MP} 平均预测误差。***表示 $P < 0.001$ 水平上有显著性; β_{i0} 、 β_{i1} 、 β_{i2} 为回归系数。

t 检验, 结果无显著差异 ($P=0.978$)。由此可知: 在干生物量预测方面, 模型 4 与模型 27 均可视为最佳预测模型。在枝水平上, 不含林龄的异速生长方程最优模型为模型 8, 加入林龄的最优异速生长模型为模型 32, 比较发现模型 32 的 R^2_{adj} 大于模型 8, 且 E_{MP} 小于模型 8。由此可知: 在枝水平上, 加入林龄的模型 32 为最优预测模型。在叶生物量的 8 个模型中, 仅有加入林龄的模型 35 的 $R^2_{adj} > 0.9$, 因此选择模型 35 为叶生物量预测的最佳模型。在根水平上, 不含林龄的最优模型 (模型 13) 拥有比加入林龄的最优模型 (模型 37) 更大的 R^2_{adj} 与更小的 E_{MP} 。由此可知: 根生物量的最佳预测模型为不含林龄的模型 13。在地上生物量水平上, 比较不含林龄的最佳模型 (模型 17) 与加入林龄的最佳模型 (模型 43), 发现模型 43 为两者中具有较大的 R^2_{adj} 和较小的 E_{MP} , 因此模型 43 为地上生物量的最佳预测模型。在全株生物量水平上进行比较, 不含林龄最优模型 21 的 $E_{MP}=17.691\%$, 小于加入林龄最优模型 47 ($E_{MP}=19.751\%$)。由此可知: 在全株生物量预测中, 不含林龄的模型 21 为最优模型。

3 讨论

林龄对树木生物量分配格局的影响既是树木自身生长的结果, 同时也是树木为保证各个器官的生理活动和功能而进行资源分配平衡的结果^[25-26]。以前的研究表明: 植株的地上生物量在总生物量中的占比为 79.00%^[27-28]。本研究发现: 尾巨桉人工林的地上生物量占总生物量的比例为 74.79%~81.67%。地上生

表4 桉树人工林各器官加入林龄的生物量估测模型

Table 4 Models for estimating the biomass of eucalyptus plantation forests by adding organs to stand age

模型编号	因变量	预测变量	β_{i0}	β_{i1}	β_{i2}	β_{i3}	β_{i4}	β_{i5}	E_{RS}	F_C	C_{AI}	R^2_{adj}	$E_{MP}/\%$
25		$\ln D_{BH} + a$	-3.617***	2.829***	0.291***	-0.089**			0.171	1.015	4.399	0.963	14.593
26		$\ln B_{st}$	-2.721***	2.156***	-0.151	0.097			0.225	1.026	38.563	0.973	20.152
27		$\ln(D_{BH}^2 H) + a$	-3.516***	0.908***	0.084	-0.005			0.115	1.007	-0.947	0.993	7.167
28		$\ln D_{BH} + \ln H + a$	-3.552***	1.378***	1.318**	0.140	0.066	-0.094	0.111	1.006	22.208	0.988	7.957
29		$\ln D_{BH} + a$	-2.619***	1.671***	-0.399*	0.155**			0.368	1.070	71.897	0.872	6.345
30		$\ln B_{br}$	-1.004	0.683*	-0.720	0.312*			0.519	1.144	93.797	0.787	7.458
31		$\ln(D_{BH}^2 H) + a$	-2.154***	0.464***	-0.591*	0.077**			0.415	1.090	83.892	0.822	6.935
32		$\ln D_{BH} + \ln H + a$	-2.495***	4.076***	-2.258***	-0.408	-0.178	0.319	0.299	1.046	83.620	0.894	3.931
33		$\ln D_{BH} + a$	-1.938***	1.282***	-0.507***	0.163***			0.264	1.036	50.066	0.686	3.955
34		$\ln B_{lf}$	-0.751	0.548*	-0.805*	0.300**			0.388	1.078	74.726	0.598	5.271
35		$\ln(D_{BH}^2 H) + a$	-1.620***	0.364***	-0.638***	0.077***			0.295	1.044	61.371	0.969	4.151
36		$\ln D_{B} + \ln H + a$	-1.992***	2.235***	-0.862	-0.395	0.065	0.054	0.254	1.033	73.541	0.670	3.160
37		$\ln D_{BH} + a$	-4.083***	2.544***	0.290	-0.088			0.295	1.044	57.307	0.959	7.164
38		$\ln B_{rt}$	-3.141***	1.788***	0.233	-0.022			0.421	1.093	80.024	0.906	13.746
39		$\ln(D_{BH}^2 H) + a$	-3.873***	0.788***	0.170	-0.012			0.320	1.052	66.739	0.953	8.777
40		$\ln D_{BH} + \ln H + a$	-4.358***	2.484***	0.143	0.597*	0.010	-0.200	0.297	1.045	83.276	0.942	7.110
41		$\ln D_{BH} + a$	-2.218***	2.333***	0.114	-0.022			0.133	1.009	-14.121	0.976	14.261
42		$\ln B_{ab}$	-1.236***	1.650***	-0.290	0.150*			0.257	1.033	47.385	0.950	31.455
43		$\ln(D_{BH}^2 H) + a$	-2.050***	0.734***	-0.079	0.017*			0.131	1.009	7.631	0.994	13.088
44		$\ln D_{BH} + \ln H + a$	-2.131***	1.775***	0.486*	-0.016	0.017	0.008	0.130	1.009	32.134	0.985	13.055
45		$\ln D_{BH} + a$	-2.076***	2.373***	0.146	-0.034			0.155	1.012	14.686	0.960	20.894
46		$\ln B_{tt}$	-1.106**	1.675***	-0.187	0.116			0.282	1.041	53.588	0.943	44.784
47		$\ln(D_{BH}^2 H) + a$	-1.903***	0.744***	-0.032	0.011			0.157	1.012	19.870	0.987	19.751
48		$\ln D_{BH} + \ln H + a$	-2.069***	1.905***	0.428	0.109	0.019	-0.037	0.152	1.012	41.869	0.986	18.834

说明: a. 林龄。 B_{st} 干生物量; B_{br} 枝生物量; B_{lf} 叶生物量; B_{rt} 根生物量; B_{ab} 地上生物量; B_{tt} 总生物量; E_{RS} 残差标准误; F_C 纠正因子; C_{AI} 赤池信息准则; E_{MP} 平均预测误差。***表示 $P < 0.001$ 水平上有显著性; **表示 $P < 0.01$; *表示 $P < 0.05$ 。 β_{i0} 、 β_{i1} 、 β_{i2} 、 β_{i3} 、 β_{i4} 、 β_{i5} 为回归系数。

物量随林龄变化的分配模式为随着林龄的增长, 干生物量占比逐渐增加, 而枝生物量与叶生物量的占比逐渐减小。这与很多研究的结论相似^[29-33]。在幼龄期, 较高的枝和叶生物量占比, 可以保证更多的生物量被分配用于光合作用^[21], 这对于幼树的存活极为重要^[30, 34]。随着林龄的增长, 树木为了保证自身的物理稳定性^[30], 会将更多的生物量分配给干的生长, 因此叶和枝生物量增加的比例小于干生物量增加的比例^[25], 进而导致干生物量占比随林龄逐渐增大, 而枝和叶生物量占比随林龄的增大逐渐减小。根生物量在总生物量中的占比随林龄变化无一定规律。在本研究中, 根生物量占比先增加, 后逐渐下降, 直至稳定, 为 18.33%~25.21%。这与其他研究得出的根生物量占比在林分建立后即大幅下降, 最终稳定在一个数值的结论并不一致^[30, 35]。这可能是由于人工林的人为抚育措施, 尤其是施肥, 对根系发育有着重要的影响, 施肥时间的不固定性同样会导致根系生物量所占比例发生起伏^[19]。

本研究发现: 与对其他树种的研究结果一致^[7, 36-40], 尾巨桉各器官生物量均符合异速关系理论; 加入树高变量后, 除根生物量、地上生物量及总生物量以外, 其余各器官生物量的异速生长方程拟合效果均有提升。有许多研究也讨论了树高作为第 2 变量加入后对树木生物量异速生长方程的影响^[41-43], 如 WANGER 等^[41]对白松 *Pinus armandii* 进行研究, 发现树高的加入改善了叶生物量异速生长方程的预测精度, XIANG 等^[23]对杉木 *Cunninghamia lanceolata* 的研究表明: 加入树高变量后, 提高了干、枝及叶

生物量模型的预测精度; CIENCALA 等^[43]研究认为: 赤松 *Pinus densiflora* 树高的加入轻微改善了各器官生物量方程的拟合效果。但 JENKINS 等^[44]在对美国主要树种进行异速生长方程研究后认为: 树高并不是一个有效变量, 仅小部分改善预测效果。

林龄的加入对树木不同器官生物量的预测模型的改善程度并不相同。当将林龄加入异速生长方程后, 枝、叶和地上生物量的异速生长方程的拟合效果均有改善, 其中叶生物量方程的拟合效果改善最为明显, 但对干生物量、根生物量和总生物量的拟合效果改善不大。这与 PEICHL 等^[30]对白松的年龄序列下各器官生物量异速生长方程的研究结果一致。他们的研究表明: 林龄变量的加入可改善枝和叶生物量的估算。XIANG 等^[23]对杉木的研究也表明: 枝、叶生物量在不同林龄中有较高的变异。SAINT-ANDRÉ 等^[29]对杂交桉 *E. hybrid* 的研究也发现: 林龄的加入改善了干、枝、叶和地上生物量的预测效果, 但未改善根生物量的预测效果。同时他们也指出: 加入林龄后, 预测结果的变异不是林龄单一作用的结果, 而是林龄和竞争共同作用的结果。BOND-LAMBERTY 等^[45]在研究 6 种北方树种的地上和地下生物量异速生长模型时引入了林龄, 但发现引入林龄后对预测效果的改善并不总是具有显著性, 具体取决于立地条件和树种。因此, 在建立异速生长模型时, 除考虑常规树因子(树高、胸径、林龄等)以外, 还需考虑竞争关系和立地条件等因素。

4 结论

尾巨桉人工林各器官的生物量分配格局存在明显的林龄效应。随着尾巨桉林林龄的增加, 枝、叶生物量占总生物量的比例逐渐下降, 而干生物量占总生物量的比例逐渐增加, 根生物量的比例先增加后下降, 整体呈稳定趋势。在异速生长模型拟合效果对比中, 加入树高因素后, 干生物量、枝生物量及叶生物量模型的预测效果明显改善, 但对根生物量、地上生物量及整株生物量预测效果的影响较小。将林龄作为变量加入异速生长方程后, 枝生物量、叶生物量和地上生物量方程的预测结果明显改善, 而对根生物量、干生物量及整株生物量影响较小。在各器官生物量最优模型选择上, 以单独的 D_{BH} 为自变量的模型对根生物量和总生物量的预测要优于其他模型; 以 D_{BH}^2H +林龄为自变量的模型对叶生物量和地上生物量的预测最佳; 以 D_{BH} 和 H +林龄为自变量的模型对枝生物量的预测最佳; 在对干生物量的预测精度对比中, 以 D_{BH} 和 H 与以 D_{BH}^2H +林龄为自变量的预测模型之间无显著差异, 均能较好的预测干生物量。

5 参考文献

- [1] 郭泽鑫, 曹聪, 刘萍. 基于连清数据的广东杉木人工林生物量模型构建[J]. 中南林业科技大学学报, 2022, 42(8): 78–89.
- [2] GUO Zexin, CAO Cong, LIU Ping. Construction of biomass models of *Cunninghamia lanceolata* plantation based on continuous forest inventory in Guangdong [J]. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 2022, 42(8): 78–89.
- [3] 周昊, 叶尔江·拜克吐尔汉, 何怀江, 等. 东北地区主要造林树种幼苗期生物量分配特征与异速生长模型[J]. 林业科学, 2023, 59(11): 23–32.
- [4] ZHOU Hao, Yeerjiang Baiketuerhan, HE Huaijiang, et al. Biomass distribution characteristics and species-specific allometric equations for afforestation species in Northeast China [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2023, 59(11): 23–32.
- [5] 王海军, 李峰, 肖楠. 黑龙江省主要碳汇树种生物量异速生长方程研究[J]. 防护林科技, 2016(5): 21–22.
- [6] WANG Haijun, LI Feng, XIAO Nan. Allometric equation fog biomass of the main carbon sink species in Heilongjiang Province [J]. *Protection Forest Science and Technology*, 2016(5): 21–22.
- [7] SOLTANI A. *Mathematical Modeling in Field Crops* [M]. Mashhad: JMD Press, 2009.
- [8] NIKLAS K J. *Plant Allometry: the Scaling of Form and Process* [M]. Chicago: University of Chicago Press, 1994.
- [9] SUN Han, WANG Xiaoping, FAN Dayong. Effects of climate, biotic factors, and phylogeny on allometric relationships: testing the metabolic scaling theory in plantations and natural forests across China [J/OL]. *Forest Ecosystems*, 2020, 7: 51[2024-01-14]. doi: 10.1186/s40663-020-00263-y.
- [10] 陈东升, 孙晓梅, 金英博, 等. 林龄和竞争对日本落叶松各组分生物量异速关系的影响[J]. 生态学报, 2020, 40(3): 843–853.

CHEN Dongsheng, SUN Xiaomei, JIN Yingbo, et al. Effects of stand age and competition on allometric relationships for biomass partitioning in *Larix kaempferi* plantation [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, **40**(3): 843–853.

[8] 董点, 林天喜, 唐景毅, 等. 紫椴生物量分配格局及异速生长方程[J]. 北京林业大学学报, 2014, **36**(4): 54–63.

DONG Dian, LIN Tianxi, TANG Jingyi, et al. Biomass allocation patterns and allometric models of *Tilia amurensis* [J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2014, **36**(4): 54–63.

[9] 薛春泉, 徐期瑚, 林丽平, 等. 基于异速生长和理论生长方程的广东省木荷生物量动态预测[J]. 林业科学, 2019, **55**(7): 86–94.

XUE Chunquan, XU Qihu, LIN Liping, et al. Biomass dynamic predicting for *Schima superba* in Guangdong based on allometric and theoretical growth equation [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2019, **55**(7): 86–94.

[10] 兰洁, 肖中琪, 李吉政, 等. 天山雪岭云杉生物量分配格局及异速生长模型[J]. 浙江农林大学学报, 2020, **37**(3): 416–423.

LAN Jie, XIAO Zhongqi, LI Jimei, et al. Biomass allocation and allometric growth of *Picea schrenkiana* in Tianshan Mountains [J]. *Journal of Zhejiang A&F University*, 2020, **37**(3): 416–423.

[11] 刘坤, 曹林, 汪贵斌, 等. 银杏生物量分配格局及异速生长模型[J]. 北京林业大学学报, 2017, **39**(4): 12–20.

LIU Kun, CAO Lin, WANG Guibin, et al. Biomass allocation patterns and allometric models of *Ginkgo biloba* [J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2017, **39**(4): 12–20.

[12] PICARD N, RUTISHAUSER E, PLOTON P, et al. Should tree biomass allometry be restricted to power models? [J]. *Forest Ecology and Management*, 2015, **353**: 156–163.

[13] DJOMO A N, CHIMI C D. Tree allometric equations for estimation of above, below and total biomass in a tropical moist forest: case study with application to remote sensing [J]. *Forest Ecology and Management*, 2017, **391**: 184–193.

[14] GOODMAN R C, PHILLIPS O L, BAKER T R. The importance of crown dimensions to improve tropical tree biomass estimates [J]. *Ecological Applications*, 2014, **24**(4): 680–698.

[15] SATOO T, MADGWICK H A I. *Forest Biomass* [M]. Boston: Martinus Nijhoff /Dr. W. Junk Publishers, 1982: 152.

[16] HELMISAARI H, MAKKONEN K, KELLOMÄKI S, et al. Below- and above-ground biomass, production and nitrogen use in scots pine stands in eastern Finland [J]. *Forest Ecology and Management*, 2002, **165**(1/3): 317–326.

[17] 国家林业和草原局. 中国森林资源报告(2014—2018)[M]. 北京: 中国林业出版社, 2019.
National Forestry and Grassland Administration. *China Forest Resources Report (2014–2018)* [M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 2019.

[18] 杨忠, 张建平, 王道杰, 等. 元谋干热河谷桉树人工林生物量初步研究[J]. 山地学报, 2001, **19**(6): 503–510.
YANG Zhong, ZHANG Jianping, WANG Daojie, et al. Preliminary study on the biomass of artificial *Eucalyptus camaldulensis* Dehnl forests in Arid-Hot Valleys, Yuanmou [J]. *Journal of Mountain Science*, 2001, **19**(6): 503–510.

[19] 张利丽, 王志超, 陈少雄, 等. 不同林龄尾巨桉人工林的生物量分配格局[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2017, **45**(6): 61–68.
ZHANG Lili, WANG Zhichao, CHEN Shaoxiong, et al. Biomass allocation pattern of *Eucalyptus urophylla*×*Eucalyptus grandis* plantation at different ages [J]. *Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition)*, 2017, **45**(6): 61–68.

[20] 揭凡, 杜阿朋, 竹万宽. 桉树生物量估算模型及与IPCC法的对比分析[J]. 桉树科技, 2019, **36**(1): 1–8.
JIE Fan, DU Apeng, ZHU Wankuan. Allometry equations for estimating *Eucalyptus* tree biomass and comparison with IPCC method [J]. *Eucalypt Science & Technology*, 2019, **36**(1): 1–8.

[21] XU Yuxing, DU Apeng, WANG Zhichao, et al. Effects of different rotation periods of eucalyptus plantations on soil physiochemical properties, enzyme activities, microbial biomass and microbial community structure and diversity [J/OL]. *Forest Ecology and Management*, 2020, **456**: 117683 [2024-01-14]. doi: 10.1016/j.foreco.2019.117683.

[22] WANG Zhichao, LIU Siru, XU Yuxing, et al. Differences in transpiration characteristics among *Eucalyptus* plantations of three species on the Leizhou Peninsula, Southern China [J/OL]. *Forests*, 2022, **13**(10): 1544 [2024-01-14]. doi: 10.3390/f13101544.

[23] XIANG Wenhua, LI Linhua, OUYANG Shuai, et al. Effects of stand age on tree biomass partitioning and allometric equations in Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) plantations [J]. *European Journal of Forest Research*, 2021, **140**(2): 317–332.

[24] AKAIKE H. A new look at the statistical model identification [J]. *IEEE Transactions on Automatic Control*, 1974, **19**(6):

716–723.

[25] MENSAH S, KAKAÏ R G, SEIFERT T. Patterns of biomass allocation between foliage and woody structure: the effects of tree size and specific functional traits [J]. *Annals of Forest Research*, 2016, **59**(1): 49–60.

[26] 刘宣, 肖酒, 朱鹏, 等. 亚热带同质园不同人工林的生物量和林下植被多样性差异 [J]. *浙江农林大学学报*, 2022, **39**(4): 717–726.

LIU Xuan, XIAO Sa, ZHU Peng, *et al.* Difference of biomass and understory vegetation diversity among different subtropical plantations in common gardens [J]. *Journal of Zhejiang A&F University*, 2022, **39**(4): 717–726.

[27] HOUGHTON R A, LAWRENCE K T, HACKLER J L, *et al.* The spatial distribution of forest biomass in the Brazilian Amazon: a comparison of estimates [J]. *Global Change Biology*, 2001, **7**(7): 731–746.

[28] SAATCHI S S, HOUGHTON R A, ALVALÁ R C D S, *et al.* Distribution of aboveground live biomass in the Amazon Basin [J]. *Global Change Biology*, 2007, **13**(4): 816–837.

[29] SAINT-ANDRÉ L, M BOU A T, MABIALA A, *et al.* Age-related equations for above- and below-ground biomass of a eucalyptus hybrid in Congo [J]. *Forest Ecology and Management*, 2005, **205**(1): 199–214.

[30] PEICHL M, ARAIN M A. Allometry and partitioning of above- and belowground tree biomass in an age-sequence of white pine forests [J]. *Forest Ecology and Management*, 2007, **253**(1/3): 68–80.

[31] SEO Y O, LEE Y J, LUMBRES R I C, *et al.* Influence of stand age class on biomass expansion factor and allometric equations for *Pinus rigida* plantations in South Korea [J]. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 2013, **28**(6): 566–573.

[32] LIM H W, LEE K H, LEE K H, *et al.* Biomass expansion factors and allometric equations in an age sequence for Japanese cedar (*Cryptomeria japonica*) in Southern Korea [J]. *Journal of Forest Research*, 2013, **18**(4): 316–322.

[33] LI Hui, LI Chunyi, ZHA Tianshan, *et al.* Patterns of biomass allocation in an age-sequence of secondary *Pinus bungeana* forests in China [J]. *The Forestry Chronicle*, 2014, **90**(2): 169–176.

[34] FATEMI F R, YANAI R D, HAMBURG S P, *et al.* Allometric equations for young northern hardwoods: the importance of age-specific equations for estimating aboveground biomass [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 2011, **41**(4): 881–891.

[35] TOBIN B, NIEUWENHUIS M. Biomass expansion factors for Sitka spruce (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.) in Ireland [J]. *European Journal of Forest Research*, 2007, **126**(2): 189–196.

[36] ZIANIS D, MENCUCCHINI M. On simplifying allometric analyses of forest biomass [J]. *Forest Ecology and Management*, 2004, **187**(2/3): 311–332.

[37] PILLI R, ANFODILLO T, CARRER M. Towards a functional and simplified allometry for estimating forest biomass [J]. *Forest Ecology and Management*, 2006, **237**(1/3): 583–593.

[38] VERÓNICA G, LUIS P P, GERARDO R. Allometric relations for biomass partitioning of *Nothofagus antarctica* trees of different crown classes over a site quality gradient [J]. *Forest Ecology and Management*, 2010, **259**(6): 1118–1126.

[39] MOROTE F A G, SERRANO F R L, ANDRÉS M, *et al.* Allometries, biomass stocks and biomass allocation in the thermophilic Spanish juniper woodlands of Southern Spain [J]. *Forest Ecology and Management*, 2012, **270**: 85–93.

[40] SINGNAR P, DAS M C, SILESHI G W, *et al.* Allometric scaling, biomass accumulation and carbon stocks in different aged stands of thin-walled bamboos *Schizostachyum dullooa*, *Pseudostachyum polymorphum* and *Melocanna baccifera* [J]. *Forest Ecology and Management*, 2017, **395**: 81–91.

[41] WAGNER R G, TER-MIKAELIAN M T. Comparison of biomass component equations for four species of northern coniferous tree seedlings [J]. *Annals of Forest Science*, 1999, **56**(3): 193–199.

[42] XIAO Chunwang, CEULEMANS R. Allometric relationships for below- and aboveground biomass of young scots pines [J]. *Forest Ecology and Management*, 2004, **203**(1/3): 177–186.

[43] CIENCIALA E, ČERNÝ M, TATARINOV F, *et al.* Biomass functions applicable to scots pine [J]. *Trees*, 2006, **20**(4): 483–495.

[44] JENKINS J C, CHOJNACKY D C, HEALTH L S, *et al.* National scale biomass estimators for United States tree species [J]. *Forest Science*, 2003, **49**(1): 12–35.

[45] BOND-LAMBERTY B, WANG C, GOWER S T. Aboveground and belowground biomass and sapwood area allometric equations for six boreal tree species of northern Manitoba [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 2002, **32**(8): 1441–1450.