DOI: 10.20103/j.stxb.202210192977
周佳玉,袁川,马杰敏,毛梦绮,岳晓萍,郭立,王帅,高光耀.温带森林乔木生物量估算:Logistic 模型优于 Allometric 模型.生态学报,2023,43(22):9342-9355.
Zhou J Y, Yuan C, Ma J M, Mao M Q, Yue X P, Guo L, Wang S, Gao G Y.The logistic model outperforms allometric regression in estimating the biomass of temperate forest.Acta Ecologica Sinica,2023,43(22):9342-9355.

温带森林乔木生物量估算:Logistic 模型优于 Allometric 模型

周佳玉[1],袁 川[1,*],马杰敏[1],毛梦绮[1],岳晓萍[1],郭 立[2],王 帅[3],高光耀[4,5]
1 浙江农林大学林业与生物技术学院,杭州 311300
2 四川大学水力学与山区河流开发保护国家重点实验室,成都 610065
3 北京师范大学地理科学学部地表过程与资源生态国家重点实验室,北京 100875
4 中国科学院生态环境研究中心城市与区域生态国家重点实验室,北京 100085
5 陕西黄土高原地球关键带国家野外科学观测研究站,西安 710061

摘要:作为研究森林生态系统结构与功能的基础要素,准确估算植被生物量关乎温室气体减排政策制定,以及区域气候稳定性评估,具有显著的科学意义和社会需求。Allometric 模型提供了量化生物量与个体体型关系的简洁数学形式,但其幂函数结构描述了生物量持续加速且无限增长,与随植株增大而不断加剧的种内种间竞争和资源限制相悖。然而,当前严重缺失大体型植株的不合理样本结构部分掩盖了模型缺陷,是造成该模型获得重复验证的重要潜在原因。相较而言,通过引入限制因子,Logistic 模型同时具备描述高速增长和后期渐趋收敛的模型特征,却鲜被用于植被生物量估算。因此,本研究搜集了典型植被类型——温带森林乔木生物量相关的 197 篇已发表文献(1945—2016 年),基于 198 种针阔叶乔木物种总计 26402 个叶、茎和地上部分生物量数据,采用 Logistic 模型分析了生物量随胸径增长的变化规律。结果表明,较之 Allometric 模型(R^{2*} 0.76、RMSE 0.44 g、AIC 7189.9),Logistic 模型呈现更好的拟合优度(R^{2*} 0.81、RMSE 0.39 g、AIC 5809.1)。此外,Logistic 模型计算了平衡生物量与平衡生长率,以反映与生境资源相适应的植株生物量及其累积速率,通过识别生物量渐趋稳定的胸径阈值,发现超过该拐点的大体型样本占比不足 0.71%,呈现显著的生态学意义。综上,Logistic 模型估算温带森林乔木生物量具备统计效力和理论优势。研究显著改进了植被生物量估算模型,有助于揭示植物碳蓄积策略,了解森林能流规律和碳库动态,为制定气候变化应对政策提供依据。

关键词:平衡生物量;平衡生长率;拐点;拟合优度;样本结构

The logistic model outperforms allometric regression in estimating the biomass of temperate forest

ZHOU Jiayu[1], YUAN Chuan[1,*], MA Jiemin[1], MAO Mengqi[1], YUE Xiaoping[1], GUO Li[2], WANG Shuai[3], GAO Guangyao[4,5]
1 *College of Forestry and Biotechnology, Zhejiang A&F University, Hangzhou* 311300, *China*
2 *State Key Laboratory of Hydraulics and Mountain River Engineering, College of Water Resource and Hydropower, Sichuan University, Chengdu* 610065, *China*
3 *State Key Laboratory of Earth Surface Processes and Resource Ecology, Faculty of Geographical Science, Beijing Normal University, Beijing* 100875, *China*
4 *State Key Laboratory of Urban and Regional Ecology, Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing*

基金项目:国家自然科学基金(41901038);城市与区域生态国家重点实验室开放基金(SKLURE2022-2-4);浙江农林大学科研发展基金(2020RF018)
收稿日期:2022-10-19; **网络出版日期**:2023-04-14
* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: yuanchuan03@163.com

100085, *China*

5 *National Observation and Research Station of Earth Critical Zone on the Loess Plateau in Shaanxi*, *Xi'an* 710061, *China*

Abstract: Biomass is key to understand the structure and function of forest ecosystems. Precisely estimating tree biomass is critical in reducing greenhouse gas emissions and assessing regional climate stability. The allometric model offers a concise expression of mathematical formulation to quantify the relation between plant biomass and individual size, which has been commonly applied for different life forms in various ecosystems. This power law relationship describes the disproportional increase of biomass as the individual size grows, which indicates a typical J-shaped growth pattern. This contradicts the intensifying inter-/intra-specific competition and resource limits. However, the allometric model often passed model validation in previous studies, partly due to improper data structures characterized by lacking large-sized individuals. By introducing the limited factor, the logistic model describes the accelerating biomass growth at first but later a slowing growth rate with the increasing branch size. A typical S-shaped growth pattern could be noted, accordingly, which displays a more ecologically sound form in theory. However, the logistic model has rarely been applied to estimate biomass and its relation with individual sizes. In this work, we collected data from 197 studies conducted in the temperate forest worldwide during 1945—2016 based on two published datasets. A total of 26402 samples of leaves, stems, and aboveground biomass were collected as well as the data on stem size from the 198 species of broad- and fine-leaved trees. Our results showed that the logistic model had a larger R^{2*} (0.81), smaller RMSE (0.39 g), and smaller AIC (5809.1) than the allometric model (R^{2*} 0.76, RMSE 0.44 g, and AIC 7189.9, respectively). This confirms the better performance of the logistic model relative to the allometric model. The logistic model's better predictive performance was also demonstrated via the linear regression between the estimated biomass and measurements. Furthermore, compared with allometric models, the logistic models were of greater ecological significance by providing the equilibrium biomass, equilibrium growth rate, and points of inflection (POIs) that described the threshold tree sizes starting approaching equilibrium biomass. We further categorized the trees with the bigger-than-POI size as the large-sized samples, which merely took the ≤0.71% share in our dataset. This study addresses that the logistic model outperforms the allometric model in predicting tree biomass of temperate forests in statistical performances and ecological significance. This benefits clearly understanding the size-related strategies of carbon sequestration of plants, precisely predicting the dynamics and spatial distribution of forest carbon storage, and mitigating future climate change.

Key Words: equilibrium biomass; equilibrium growth ratio; point of inflection; goodness of fit; sampling representativeness

森林是陆地生态系统重要组成部分,每年吸收约 33%的人为碳排放量[1],在减缓温室气体浓度上升、调节区域乃至全球碳平衡中发挥关键作用[2—3]。作为研究森林生态系统结构和功能的基础要素,生物量不仅量化了生产者转化太阳能所生成的物质总和,而且与提供木材产品、维持气候系统稳定等生态系统服务紧密相关[4—6]。鉴于森林生物量的重要意义,德国早在 19 世纪就开始测量森林枝干重量[7],20 世纪中期逐渐在英国、日本、前苏联等国系统开展[8],我国则于 20 世纪 70 年代后期开始进行森林主要树种的生物量估算[2,9]。此外,生物量估算由单株、样地、国家尺度,逐渐发展至全球。至 2020 年,全球乔灌植被生物量达 900×10^9 t[10]。尽管技术进步促进了森林生物量的准确估算,但气候变暖和人类活动干扰加剧使得生物量估算的不确定性愈加突出[2]。因此,在当前全球气候变化和城市化快速发展背景下,亟待准确估算森林生物量,以揭示森林生态系统能量流动规律,评估人类活动以及气候变化综合影响,因而具有显著的科学意义和迫切的社会需求[11]。

森林生物量通常借助直接测量法和间接估算法获得[12]。前者即收获法,是一种费时费力且具有破坏性的测量方法[13—14],但其相对精确的特点使其仍被广泛应用于热带[15]和亚热带[16]森林、人工林[17]、灌木[18]、草本植物[19]生物量实测和估算。后者基于植株形态学变量(如胸径、株高等)与生物量之间的相对生长关

系[20]、生物量与蓄积量关系[21]等,主要通过建立模型[13,22],可由样地尺度扩展至区域乃至全球生物量估算[23—24]。尽管较之实测,模型法牺牲了部分准确性,却显著提高了估算效率,因而获得广泛应用[25—27]。比如,我国现已构建涉及 200 多种乔木包括叶、茎、枝,以及地上部分生物量估算的 5900 多个生物量模型[28]。其中,Allometric 模型应用最为广泛,占模型总量的 66.7%。其幂函数形式提供了量化生物量与个体体型关系的简洁数学形式,并良好描述了植株生物量随体型增大的加速增长规律[29]。然而,由于种间种内竞争与生境资源限制,特定生态系统中个体生物量的持续加速且无限增长在理论上显然无法成立[30]。野外观测结果也证实,处顶级演替阶段的原始森林光合作用和呼吸作用相平衡,净生产力接近于零,与 Allometric 模型描述的生物量无限加速增长相悖[31—32]。因此,亟需探讨 Allometric 模型尽管存在理论局限性却仍被重复验证的原因,并建立预测效果良好且兼具生态学意义的模型准确估算植被生物量。

Logistic 模型引入承载力参数作为个体数量增长上限,常用于预测种群增长速率和规模[33],并逐渐在包括估算动物[34]、植物[35]和微生物[36]的空间分布、总初级生产力[37]、土壤侵蚀[38]等诸多领域获得广泛应用。较之 Allometric 模型描述的 J 型增长,Logistic 模型描述了与之相似的生物量前期增长模式。但与之持续增长不同,呈典型 S 型增长的 Logistic 模型阐述了随体型增长而渐趋平稳的生物量后期增长模式。作为生态学领域的经典模型,Logistic 模型有效考虑了资源限制,具有良好的生态学意义。然而,鉴于 Allometric 模型在生物量估算中的长期广泛应用,鲜有研究将 Logistic 模型应用于植物(尤其是乔木)生物量估算,及其与个体体型相关的异速生长关系探讨。

马杰敏等[39]首次采用 Logistic 模型估算了黄土高原半干旱区多枝灌木(柠条、沙柳和荆条)的枝干生物量,探讨了生物量与基径的关系,并验证了该模型的良好统计学效力以及显著的生态学意义。较之旱区灌木,以乔木为优势生活型的森林分布更为广泛,约占陆地生态系统碳储量的 80%[40],准确估算森林生物量尤为重要。其中,温带森林约占全球森林总面积的 16%[41]。尽管面积(66580.3 万 hm^2)小于热带森林(183413.6 万 hm^2)和北方森林(110987.1 万 hm^2),但作为全球木材和木制品的主要来源地,温带森林在吸收、存储与转化二氧化碳,以及维持全球碳平衡等方面具有重要作用[42]。此外,温带森林同样是我国森林资源的重要组成部分,在减缓气候变化,特别对区域碳平衡的作用不容忽视[43—44]。由此可见,准确估算温带森林乔木生物量,对厘清森林生态系统碳分配格局及其全球碳循环动态具有重要意义[45]。

本研究将 Logistic 模型进一步应用于乔木生物量估算,并假设该模型是相较于 Allometric 模型估算温带森林乔木生物量的更优模型。基于已发表文献中温带森林典型乔木物种不同器官生物量数据(包括叶、茎和地上部分)以及植株个体体型数据(即胸径),分别构建 Logistic 模型和 Allometric 模型,计算拟合优度(R^{2*}、AIC、RMSE、P 值),并对比模型统计效力以及生态学意义,尝试提供具体数据支持,以探讨 Allometric 模型尽管存在理论局限性却仍被重复验证的原因。本研究可为温带森林乔木生物量估算提供一种精度较高、操作便捷、理论意义显著的模型模拟手段,不仅有助于精确计算陆地生态系统碳储量,也可服务于准确评估气候变化和人类活动对森林生态系统能量流动的影响。

1 材料和方法

1.1 数据收集与整理

分析数据来自两项已发表的公开生物量数据库,分别是 The biomass and allometry database for woody plants (BAAD) (https://github.com/dfalster/baad/releases)[46] 和 Dataset of forest biomass structure for Eurasia (https://doi.pangaea.de/10.1594/PANGAEA.871491)[47]。基于以上数据,本研究根据植被类型描述,筛选并编制温带森林乔木生物量全球数据库。若无直接描述,则根据经纬度、物种名等信息,查阅植物志间接判断。数据库所收集数据应满足以下标准:(1)文献数据包括胸径(Diameter at breast height, DBH)、叶生物量(Biomass of leaves, BML)和茎生物量(Biomass of stems, BMS),或地上部分生物量(Aboveground biomass, AGB);其中,茎(Stem)生物量包括主干(Trunk)和细枝(Twig)生物量,而地上部分生物量则表示叶和茎生物

量之和;(2)为避免测量误差干扰,植株胸径大于 1 cm[48]。据此标准,于前者数据库共整理 1953—2013 年间 87 项研究中的 151 种乔木物种 2985 株共计 8505 次生物量实测数据;于后者数据库,共整理 1945—2016 年间欧亚大陆 110 项研究中 79 种乔木物种 5974 株共 17897 次乔木生物量实测数据。

综上,本研究编制的温带森林乔木生物量全球数据库共收录 1945—2016 年间,包含除南极洲之外的六大洲 26 个国家共 198 种乔木物种的 197 篇已发表文献(附表 1),并整理了包括国别、坐标等地理信息,以及胸径、生物量等植被特征。本研究所搜集数据集中在北半球,覆盖范围主要包括 26.75°N—59.47°N,1.88°E—140.13°E。其中,叶、茎和地上部分生物量样本分别为 8908 个、8771 个和 8723 个。

1.2　模型构建与验证

本研究使用 R 4.2.1(R Core Team,2022)中的“caret”[49]包,基于交叉验证法分割生物量数据。其中,约 70%数据用于建立生物量模型[50],即 A 组建模组,分别包含叶、茎和地上部分生物量样本数据 6238 个、6141 个和 6106 个;剩余 30%数据则用于模型验证,即 B 组验证组,分别包含叶、茎和地上部分生物量样本数据 2670 个、2630 个和 2617 个,保证模型构建数据与验证数据相对独立[51]。采用随机分组法[52],将生物量数据等概率随机分配至 A 组和 B 组,避免选择偏差和偶然偏差。随后,进一步采用对数转换消除数据异方差性[53],弱化原始数据变异性,减小极值对拟合结果的影响[54]。最后,分别以对数转换后(Log_{10},即 lg)的胸径和生物量数据为自变量和因变量,构建 Logistic 模型(公式 1)与 Allometric 模型(公式 2),估算温带森林乔木物种叶、茎和地上部分生物量。

$$\lg(BM) = k/(1 + \exp(m - n \times \lg(\mathrm{DBH})))\tag{1}$$

$$\lg(BM) = a \times (\lg(\mathrm{DBH}))^{b}\tag{2}$$

式中,DBH 为胸径;BM 为叶、茎和地上部分生物量;a、b、k、m、n 为常数。

1.3　模型拟合优度评估

本研究基于拟合优度指标,对比 Logistic 模型和 Allometric 模型的拟合优度。指标包括校正后决定系数(Adjusted coefficient of determination,R^{2*})(公式 3 和 4)、显著性水平(Level of significance,P)、均方根差(Root mean square deviation,RMSE)(公式 5),和赤池信息准则(Akaike information criterion,AIC)(公式 6 和 7)。其中,R^{2*} 反映了模型自变量对因变量变异性的解释程度,RMSE 量化了模型预测值距实测值的偏离程度,AIC 基于预测值和模型参数信息量化了模型拟合优度综合值[55]。此外,通过构建预测值与实测值之间的线性回归方程,本研究进一步对比了 Logistic 模型和 Allometric 模型对温带森林乔木生物量的预测效力。

$$R^2 = 1 - \sum_{i=1}^{n}(y_i - \hat{y}_i)^2 / \sum_{i=1}^{n}(y_i - \bar{y})^2\tag{3}$$

$$R^{2*} = 1 - \frac{n-1}{n-p}(1 - R^2)\tag{4}$$

$$\mathrm{RMSE} = \sqrt{\sum_{i=1}^{n}(y_i - \hat{y}_i)^2/n}\tag{5}$$

$$\mathrm{AIC} = -2\ln(L) + 2q\tag{6}$$

$$L = -n/2\ln(\mathrm{RSS}/n)\tag{7}$$

式中,y_i、$\hat{y}_i$、$\bar{y}$ 分别为生物量实测值、估算值、平均值;L 为似然值(The likelihood);RSS 为残差平方和;n 和 q 分别为观测值和模型变量个数。

1.4　模型参数释义

Allometric 模型遵循幂律分布[56](公式 2)。参数 a 表示归一化常数。参数 b 为尺度指数(Scaling exponent),可部分反映植物生命活动与环境因子之间的权衡关系(比如协调性生长(Isometric growth)或稳定增长(Constant growth)),以及与体型相关的个体生存策略等[57—58]。

Logistic 模型常用于预测种群增长速度和规模。参数 m 为常数,参数 k 和 n 具有特殊的生态学意义。

k:即平衡生物量(Equilibrium biomass),指随个体体型增长而增加、当且仅当生物量累积与生境资源供给平衡时的植株生物量。尽管该值并非最大生物量,却代表了一定时空范围内与外界资源相平衡时的平均生物量。该值随资源水平波动而处于动态平衡。

n:即平衡生长率(Equilibrium growth rate),表示相对于平衡生物量的生长速率。成熟植株通常被认为较之幼枝更适应于生境条件,其生物量更接近平衡生物量。基于此假设,具有更大 n 值的植株,同等条件下可更加快速积累生物量,到达成熟阶段。

此外,POI(Point of inflection)为胸径拐点。其中,POI_1和POI_2分别表示生物量由前期缓慢增长到高速增加,以及开始逐渐接近平衡生物量的胸径阈值。

1.5 数据分析

本研究基于公开生物量数据库(The biomass and allometry database 和 Dataset of forest biomass structure for Eurasia),编制温带森林乔木生物量全球数据库,并将植株样本的胸径、林龄,以及叶、茎和地上生物量等数据的变异程度进行描述统计,包括样本量、最小值、最大值、均值、标准差等。为消除数据异方差性并减小数据变异性,采用以 10 为底的对数转换对生物量和胸径数据进行预处理,随后分别构建 Logistic 模型和 Allometric 模型。其中,采用 R(R Core Team,2022)中的“caret”[49]包分割数据以保证建模和验证数据相对独立,并采用“segmented”[59]包识别 Logistic 模型描述的生物量不同增长阶段所对应的胸径拐点值。此外,本研究基于 R 4.2.1 计算 R^{2*}、P、RMSE 和 AIC,以综合评估模型拟合优度,并采用生物量预测值和实测值的线性回归法进一步判定模型预测效力。以上数据分析均借助 SPSS 23.0 和 R 4.2.1 完成,文中所有图均由 Origin 9.0 绘制。

2 结果

2.1 数据分布特征

本研究共统计温带森林乔木 198 种,其中以阔叶物种(134 种)为主,占物种总数的 67.7%,其余为针叶物种(64 种)。主要分布于欧洲(45.3%)和亚洲(43.8%),其次为北美洲(7.0%)、非洲(2.0%)、南美洲(1.0%)和大洋洲(1.0%)。平均林龄为(47.7±50.4)a,最小和最大林龄分别为 3a 和 1847a(表 1)。平均胸径为(16.3±20.8) cm,介于 1.0—648.0 cm 之间。叶、茎和地上部分生物量均值分别为(8.4±27.6) kg,(368.1±5592.6) kg 和(377.9±5628.3) kg。

表 1 温带森林乔木物种植被特征统计

Table 1 Biomass, size and age of global temperate forest

植被特征 Plant traits	最小值 Min	最大值 Max	均值 Mean	标准差 Standard deviation
林龄 Age/a	3.0	1847.0	47.7	50.4
胸径 Diameter at breast height/cm	1.0	648.0	16.3	20.8
叶生物量 Biomass of leaves/kg	0.002	992.0	8.4	27.6
茎生物量 Biomass of stems/kg	0.009	322566.0	368.1	5592.6
地上部分生物量 Aboveground biomass/kg	0.017	323200.0	377.9	5628.3

2.2 模型拟合优度对比

较之 Allometric 模型,Logistic 模型具备更好的模型拟合优度。尽管二者在温带森林乔木生物量估算中均达极显著水平($P<0.001$),但采用 Logistic 模型估算叶生物量、茎生物量,和地上部分生物量时均具有相对较高 R^{2*}(分别为 0.80、0.78 和 0.84)、较低 RMSE(分别为 0.35 g、0.45 g 和 0.36 g),和较低 AIC(分别为 4746.7、7745.7 和 4934.9),所呈现的统计学效力均优于采用 Allometric 模型时的表现(R^{2*}:叶 0.77、茎 0.73、地上部分 0.78;RMSE:叶 0.38 g、茎 0.50 g、地上部分 0.43 g;AIC:叶 5622.4、茎 9021.0、地上部分 6926.4)(表 2)。

表 2　温带森林乔木生物量估算拟合优度的模型间对比

Table 2　Comparison of good-of-fit for tree biomass estimation in temperate forest between logistic models and allometric models

生物量指标 Biomass	模型 Models	参数 Parameters			拟合优度 Goodness-of-fit			
		$m(a)$	$n(b)$	k	R^{2*}	P	AIC	RMSE/g
叶生物量	$\lg(BML)=k/(1+\exp(m-n\times\lg(DBH)))$	1.32	1.10	7.14	0.80	<0.001	4746.7	0.35
Biomass of leaves(BML)/g	$\lg(BML)=a\times(\lg(DBH))^b$	3.26	0.54	NA	0.77	<0.001	5622.4	0.38
茎生物量	$\lg(BMS)=k/(1+\exp(m-n\times\lg(DBH)))$	1.48	0.87	11.78	0.78	<0.001	7745.7	0.45
Biomass of stems(BMS)/g	$\lg(BMS)=a\times(\lg(DBH))^b$	4.29	0.50	NA	0.73	<0.001	9021.0	0.50
地上部分生物量	$\lg(AGB)=k/(1+\exp(m-n\times\lg(DBH)))$	1.44	0.83	12.04	0.84	<0.001	4934.9	0.36
Aboveground biomass(AGB)/g	$\lg(AGB)=a\times(\lg(DBH))^b$	4.38	0.47	NA	0.78	<0.001	6926.4	0.43

DBH: 胸径 Diameter at breast height; R^{2*}: 矫正后的决定系数 Adjusted coefficient of determination; AIC: 赤池信息准则 Akaike information criterion; RMSE: 均方根差 Root mean square deviation; *NA*: 表示不适用 Not applicable; a: 归一化常数 Normalized constant; b: 尺度指数 Scaling exponent; m: 常数 Constant; n: 平衡生长率 Equilibrium growth rate; k: 平衡生物量 Equilibrium biomass

Logistic 模型较之 Allometric 模型具备更好预测效力。如图 1 所示,二者生物量预测值与实测值的线性回归线均接近 1:1 参考线,线性回归方程斜率和截距也较为接近,当估算叶生物量、茎生物量和地上部分生物量时,斜率和截距的模型间差异仅 0.01 和 0.06、0.02 和 0.10,以及 0 和 0.02。然而,基于 Logistic 模型计算的生物量预测值与实测值更加吻合,其散点较之 Allometric 模型分布更为收敛,且更加均匀分布在 1:1 参考线周围(图 1)。

2.3　模型参数以及生态学意义对比

较之 Allometric 模型,Logistic 模型可计算平衡生物量和平衡生长率。鉴于模型输入数据经过对数转换预处理,模拟结果与基于原始数据的模型输出值存在较大差异[60]。因此,本研究仅对比模拟结果数值规律,不分析具体数值。Logistic 模型输出结果显示,温带森林乔木具有明显的平衡生物量(如图 2 中绿色虚线所示),其中叶最小(7.14)、茎居中(11.78)、植株地上部分最大(12.04)。然而,不同器官平衡生长率却呈现相反的数值特征,表现为叶最大(1.10)、茎居中(0.87)、植株地上部分最小(0.83)的规律,说明较之茎和植株地上部分,叶片以相对较快速度达到平衡生物量水平。

较之 Allometric 模型,Logistic 模型量化了植株生物量随体型增长的拐点胸径值。基于对数转换数据,采用 Logistic 模型估算的温带森林乔木叶、茎和地上部分生物量,随胸径增大由相对缓慢增长转向快速增长的拐点胸径值(POI_1)(如图 2 紫色虚线所示),以及渐趋稳定的拐点胸径值(POI_2)(如图 2 黄色虚线所示),均呈现叶(0.36 和 1.87)小于茎(0.65 和 1.89)的总体规律。

通过对比植株胸径与以上拐点值,本研究将温带森林乔木全球数据库样本分为小体型样本($DBH<POI_1$)、中等体型样本($POI_1<DBH\leqslant POI_2$),和大体型样本($DBH>POI_2$)。各体型样本数量和占比差异显著。其中,叶生物量数据小、中、大体型样本数量为 350、5844 和 44,分别占总样本量的 5.61%、93.70% 和 0.71%(图 3)。茎生物量数据内三者数量(比例)分别为 899(14.64%)、5204(84.73%)和 39(0.63%),地上部分生物量数据内三者数量(比例)分别为 676(11.07%)、5389(88.24%)和 42(0.69%)(图 3)。

2.4　基于具体物种的模型对比

为进一步探讨样本分布结构对模型拟合结果的影响,本研究选择大体型样本占比相对较高的温带森林代表性针阔叶乔木物种为例。其中,针叶乔木物种包括大冷杉(*Abies grandis*)和日本柳杉(*Cryptomeria japonica*),阔叶乔木物种包括垂枝桦(*Betula pendula*)和白桦(*Betula alba*)。鉴于种内数据变异性相对较小,本研究直接以未经对数转换的叶、茎和地上部分生物量以及胸径数据,建立并对比 Logistic 模型和 Allometric 模型的生态学意义和拟合优度。如图 4 和图 5 所示,与温带森林乔木全球数据规律相同,Logistic 模型估算的针阔叶乔木具体物种叶、茎和地上部分生物量均随植株体型增大,呈现明显的胸径拐点和平衡生物量。其中,叶片生物量较之茎和植株地上部分在更小植株上由缓慢增长开始高速增长(表现为物种间 POI_1 均值分别为 12.85 cm、19.10 cm 和 18.74 cm),也在更小植株上开始趋于稳定增长(表现为 POI_2 均值分别为 33.55 cm、

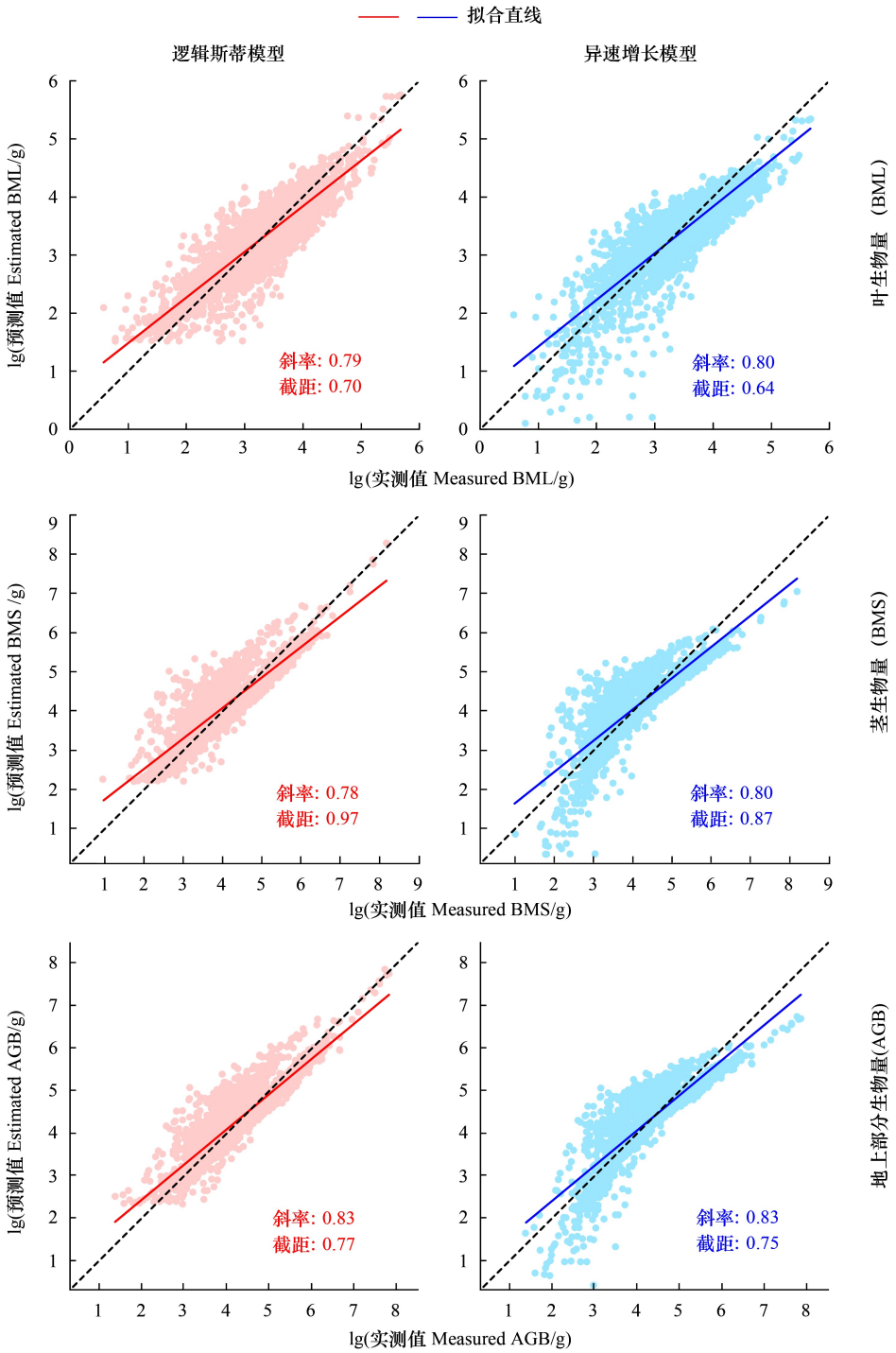

图 1 生物量预测效力的模型间对比

Fig.1 Comparisons of biomass predictions between logistic models and allometric models

BML: 叶生物量 Biomass of leaves; BMS: 茎生物量 Biomass of stems; AGB: 地上部分生物量 Aboveground biomass

37.76 cm和 37.60 cm)。

当大体型样本(DBH >POI_2)占比提高时,Logistic 模型拟合优度优于 Allometric 模型。其中,温带针叶乔木具体物种(大冷杉和日本柳杉)的大体型植株叶、茎和地上部分样本量平均占总样本量的 6.4%、5.6%和 5.6%,分别为温带森林乔木全球数据相应比值的 9.0 倍、8.9 倍和 8.1 倍。此时,Logistic 模型估算叶、茎和地上

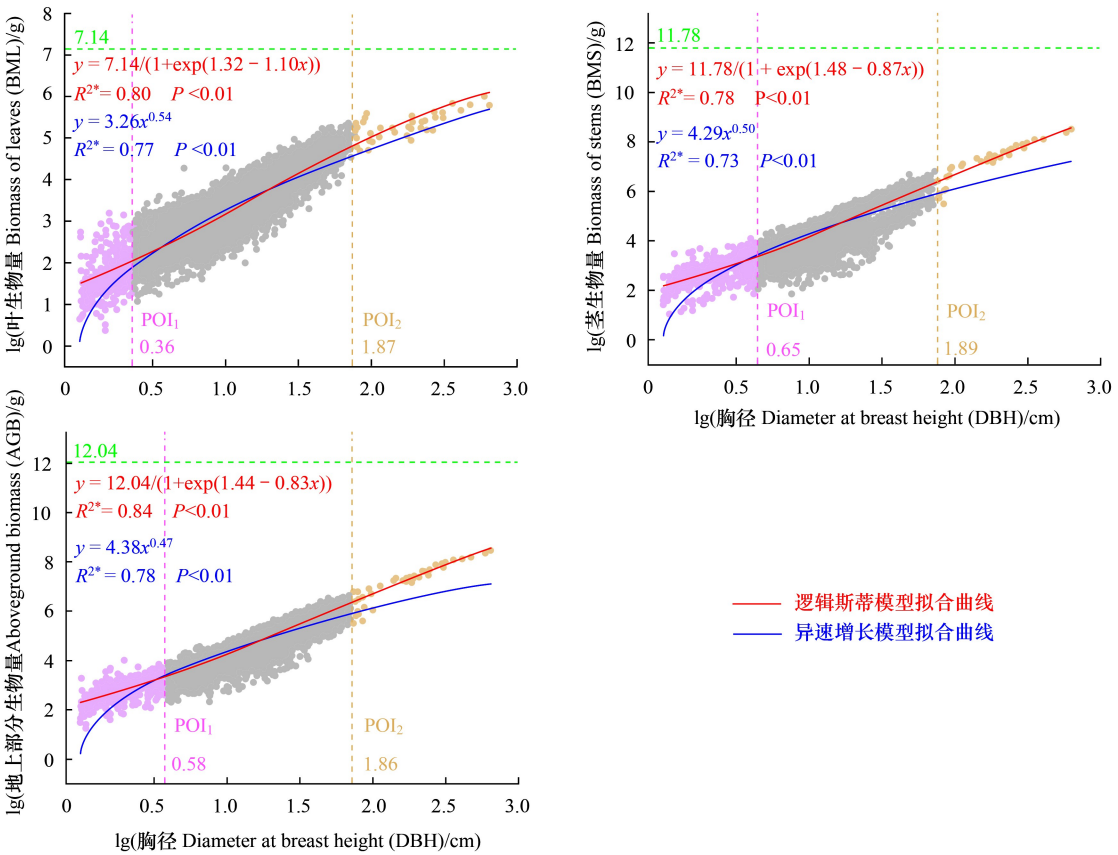

图 2　温带森林乔木叶、茎、地上部分生物量模拟结果的模型间对比

Fig.2　Comparison of estimating leaves, stems and aboveground biomass in temperate forest between logistic models and allometric models

POI_1 和 POI_2: 分别表示生物量由前期缓慢增长到高速增加,以及开始逐渐接近平衡生物量的胸径拐点

部分生物量的 R^{2*}(叶:0.81 vs. 0.78,茎:0.91 vs. 0.89,地上部分:0.90 vs. 0.88)、RMSE(叶:6.31 vs. 6.90 kg,茎:56.06 vs. 59.72 kg,地上部分:57.68 vs. 61.79 kg)、AIC(叶:826.29 vs. 849.37,茎:1347.12 vs. 1365.08,地上部分:1383.30 vs. 1400.39)均优于 Allometric 模型相应指标(图 4)。基于温带阔叶乔木具体物种的生物量模拟呈现相似结果。垂枝桦和白桦的大体型植株叶、茎和地上部分样本量平均为温带森林乔木全球数据相应比值的 7.5 倍(5.4%)、6.4 倍(4.0%)和 5.8 倍(4.0%),采用 Logistic 模型估算相应生物量估算的 R^{2*}(叶:0.86 vs. 0.83、茎:0.97 vs. 0.96,地上部分:0.97 vs. 0.96)、RMSE(叶:1.03 vs. 1.13 kg,茎:22.06 vs. 23.87 kg,地上部分:22.32 vs. 24.32 kg)、AIC(叶:1259.74 vs. 1295.12,茎:3829.65 vs. 3849.35,地上部分:3836.28 vs. 3857.46)同样优于 Allometric 模型(图 5)。

3　讨论

3.1　引入限制因子以增强模型解释力

Logistic 模型通过引入限制因子 k(公式 1),计算平衡生物量和平衡生长率,较好地考虑了植株生长受到的种间种内竞争和生境资源限制[39]。平衡生物量有助于解释植物在不同器官间的能量分配策略。经对数转换后的模拟结果显示(图 2),温带森林乔木叶、茎平衡生物量分别为 7.14 和 11.78,二者分别占地上部分平衡生物量的 37.7%和 62.3%。该比例与叶(43.3%)和茎(56.7%)实测生物量占比略有不同。其中,实测叶生物量比例(43.3%)较之平衡生物量比例(37.7%)更高,表明温带森林乔木物种倾向于将光合作用所累积能量过度投资于叶片用于光合作用产物的扩大再生产,而非投资于茎干以提供更加坚实的机械支撑。该生物量分配

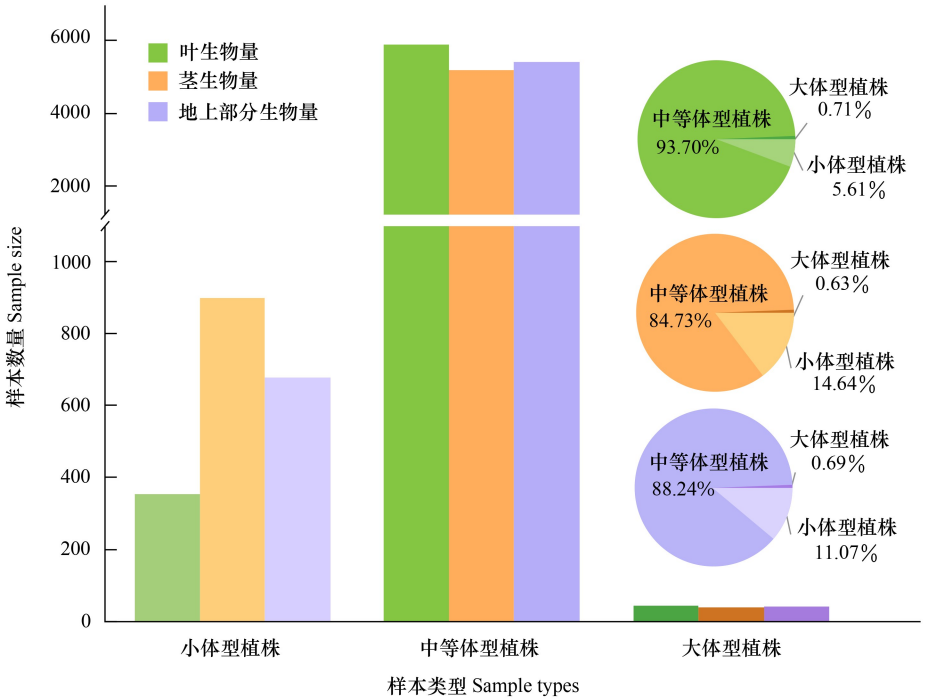

图 3 温带森林乔木叶、茎和地上部分生物量数据的不同体型样本量对比

Fig.3 Comparison of sample size of leaves, stems, aboveground biomass in temperate forest between different individual sizes

策略或许有助于温带森林乔木通过单位生物量投资,获取最大化的能量边际效益。马杰敏等也报导了干旱生态系统典型多枝灌木(荆条和沙柳)具有类似过度投资叶片的生物量分配策略[39]。

平衡生长率有助于深刻认识植物的物候特征。温带森林乔木叶片平衡生长率(1.10)较之茎(0.87)和地上部分(0.83)相对更大(图 2),说明叶片以更快生长速度接近平衡生物量。鉴于平衡生物量描述了植被生长与生境资源平衡时生长渐趋平稳时的生物量,而成熟个体被认为较之幼体更易与生境资源相平衡[39],因此更大的平衡生长率或许意味着叶片较之茎干更早达到成熟阶段。加之植株对叶片的过度投资倾向,以上所述叶生物量投资策略,即相对更高的能量投资比例和更快的成熟速率,有利于温带森林乔木通过光合作用获取更多能量收益,同时通过缩短成熟周期减小叶片生长过程中因为环境胁迫(如取食昆虫、干旱、高温等)造成的能量损耗[61—62]。作为我国旱区典型灌木,柠条和沙柳采取类似生物量投资策略,二者叶片(0.46 和 0.30)平衡生长速率同样高于茎干(0.40 和 0.27),有助于适应水分亏缺环境[39]。

综上所述,通过引入限制因子,Logistic 模型可计算平衡生物量和平衡生长速率,有助于从生物量分配策略和植物物候特征维度,深入理解温带森林乔木所受种间种内竞争、外界资源限制以及相应生存策略。

3.2 识别拐点以刻画生物量变化趋势

拐点量化了植物开启下一阶段生物量增长模式时所对应的个体体型阈值。其中,拐点 POI_1 刻画了随体型增长,生物量由缓慢增长向高速增长的变化趋势。对数转换结果显示,温带森林乔木叶生物量 $lg(POI_1)$ 值(0.36)最小,小于地上部分和茎生物量 $lg(POI_1)$ 值(0.58 和 0.65)(图 2)。未经对数转换的原始数据分析结果也同样显示,温带森林典型针叶(大冷杉、日本柳杉)和阔叶乔木物种(垂枝桦和白桦)的叶生物量 POI_1 最小(平均为 12.85 cm),小于地上部分和茎生物量 POI_1 值(平均为 18.74 cm 和 19.10 cm)(图 4 和图 5)。以上结果说明,温带乔木叶片比茎干更早进入到生物量快速生长阶段。

拐点 POI_2 刻画了生物量随体型增长,由高速增长逐渐趋于稳定并最终接近平衡生物量的变化趋势。对数转换结果显示,温带乔木叶生物量 $lg(POI_2)$ 值(1.87)小于茎生物量 $lg(POI_2)$ 值(1.89),与地上部分生物量 $lg(POI_2)$ 值(1.86)相近(图 2)。未经对数处理的原始数据分析结果同样显示,四种针阔叶乔木物种的叶生物

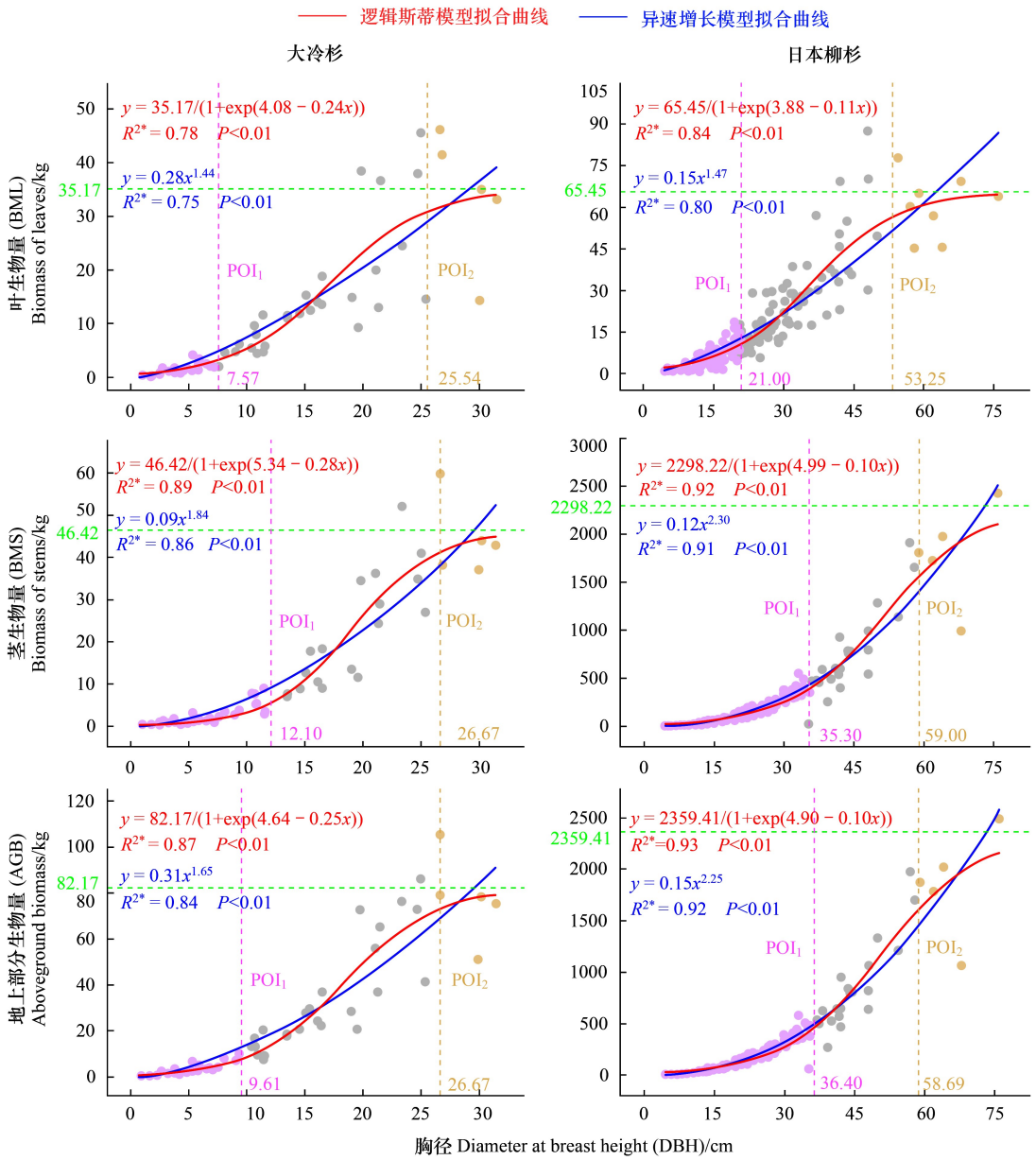

图 4　温带森林针叶乔木具体物种叶、茎、地上部分生物量拟合的模型间对比

Fig.4　Comparison between allometric models and logistic models for estimating biomass of representative needle-leaved trees in temperate forests

量 POI_2(均值为 33.55 cm)都小于茎和地上部分生物量 POI_2(均值为 37.76 cm 和 37.60 cm)(图 4 和图 5)。由此可见,叶生物量 POI_1 和 POI_2 均小于茎生物量相应值,说明温带乔木叶片较之茎干更早开始高速生长,同时更早开始趋于稳定增长。以上结论有助于理解温带乔木物种生物量分配相关的生活史策略,即在生长前期优先投资叶生物量,促进叶片高速生长,进而快速占据冠层生态位,通过光合作用转换更多太阳能为化学能,实现能量收益最大化;在生长后期可能受不断加剧的种间种内竞争影响和生境资源限制,以及加强机械支撑的需求提升,叶生物量较之茎干更快结束高速增长、更早趋于稳定。

综上所述,通过计算拐点,Logistic 模型识别了随植株体型增长,温带森林乔木物种的叶片、茎干以及地上部分生物量由缓慢增长向高速增长、以及最终渐趋稳定的不同生长阶段,所分别对应的胸径阈值,进而有助于深入理解植物生物量投资相关的生活史策略。

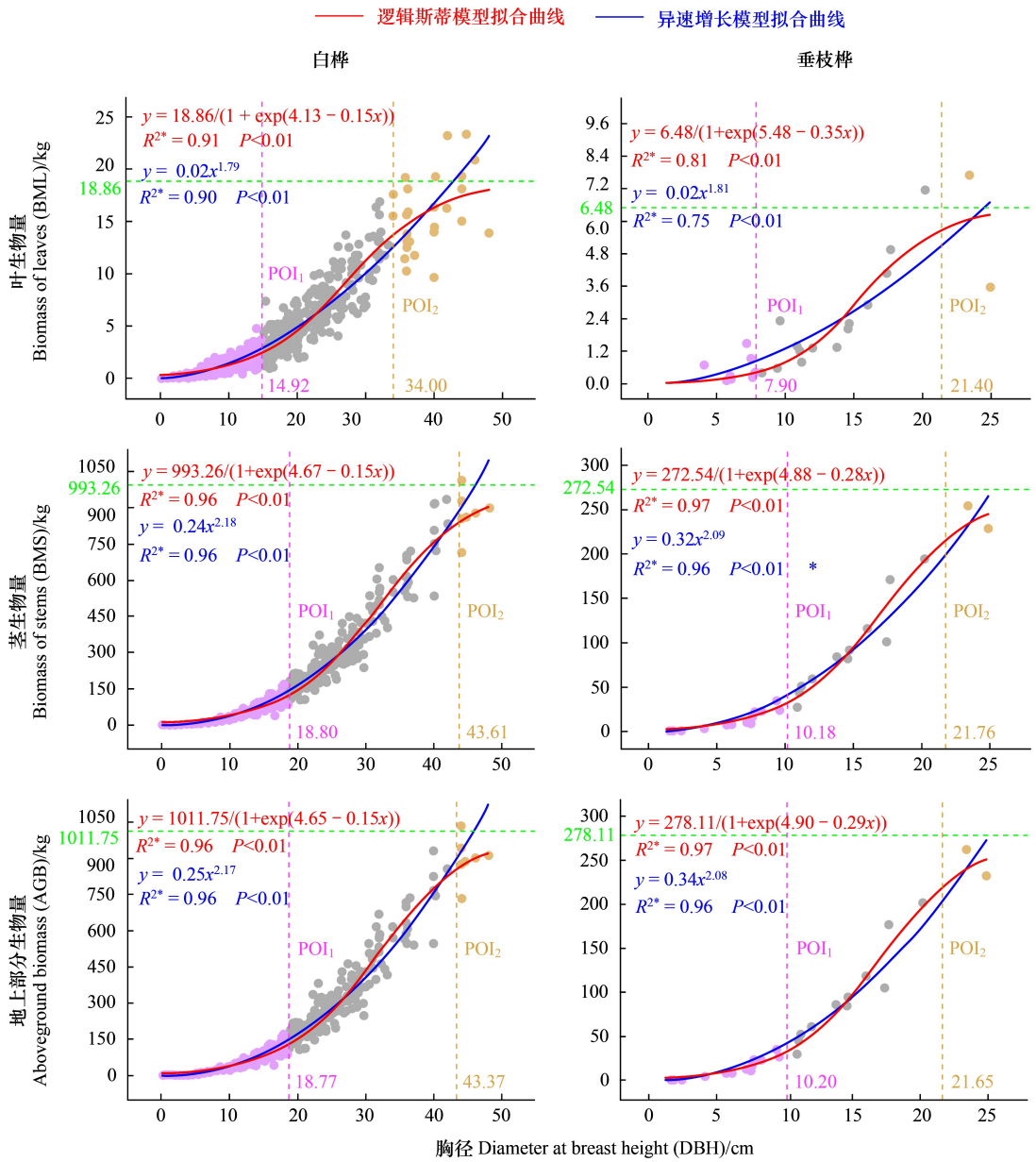

图 5 温带森林阔叶乔木具体物种叶、茎、地上部分生物量拟合的模型间对比

Fig.5 Comparison between allometric models and logistic models for estimating biomass of representative broad-leaved trees in temperate forests

3.3 样本结构影响模型模拟结果

通过引入限制因子,识别不同生物量增长阶段对应拐点胸径,Logistic 模型良好反映了种间种内竞争和生境资源限制对植物生物量分配策略的影响,较之 Allometric 模型呈现更加显著的生态学意义。此外,通过拟合优度分析(R^{2*}、P 值、RMSE 和 AIC),对比预测值与实测值的吻合程度,并结合马杰敏等基于柠条、沙柳和荆条生物量模拟结果[39],本研究进一步验证了 Logistic 模型适用于估算温带森林乔木和旱区多枝灌木生物量,估算结果较之 Allometric 模型具有更优统计效力。然而,Allometric 模型却被广泛应用于植被生物量拟合,并重复获得数据验证。马杰敏等认为可能与生物量采样代表性不足有关[39]。部分客观原因在于大体型植株通常受古树名木法律法规保护,不允许被收获;部分主观原因在于野外工作耗时耗力,容易倾向收获相对便于采集的中小体型植株,最终导致生物量样本呈现偏中小植株、严重缺乏大体型植株的分布结构。

基于 Logistic 模型所识别的拐点胸径,本研究首次界定了不同体型样本,并探讨了样本结构对生物量模拟结果的影响。植株胸径小于 POI_1 归于小体型样本,介于 POI_1 和 POI_2 之间归为中等体型样本,大于 POI_2 则属于大体型样本。温带森林乔木生物量全球数据分析结果显示,大体型样本极其有限,其中植株叶、茎和地上部分生物量样本仅 44 个、39 个和 42 个(如图 2 中黄色圆点所示),约占样本总量的 0.71%、0.63% 和 0.69%(图 3)。尽管较之 Allometric 模型(均值 R^{2*} 0.76、RMSE 0.44 g、AIC 7189.9),Logistic 模型具有更大 R^{2*}(均值 0.81)、更小 RMSE(均值 0.39 g)和 AIC(均值 5809.1)(表 2),呈现更好的拟合优度,预测效力更好,即更接近于 1:1 参考线的预测值和实测值散点分布(图 1),但极度缺失大体型样本,使得生物量随植株体型增长而逐渐稳定的趋势无法充分展现,严重限制了 Logistic 模型的拟合优度和生态学意义。

为验证大体型样本缺失损害 Logistic 模型的拟合优度,本研究提取出温带森林乔木大体型植株样本数据,单独进行 RMSE 模型间对比。结果显示,采用 Logistic 模型估算温带乔木叶、茎和地上部分生物量的 RMSE(分别为 0.28 g、0.27 g 和 0.31 g)显著小于 Allometric 模型 RMSE 值(分别为 0.36 g,1.14 g 和 0.97 g),即基于 Logistic 模型的生物量估算值显著更接近于实测值。此外,本研究筛选了大体型样本占比相对较高的温带森林典型针叶(大冷杉和日本柳杉)和阔叶(垂枝桦和白桦)乔木物种各两例,进一步分析样本结构对生物量模拟结果的影响。其中,针叶乔木具体物种叶、茎和植株地上部分大体型样本平均占样本总量的 5.9%,8.7 倍于温带森林乔木全球数据。此时,采用 Logistic 模型估算生物量时 R^{2*}、RMSE 和 ACI 均值分别为 0.87、40.0 kg 和 1185.6,较之 Allometric 方程(相应值平均分别为 0.77、42.8 kg 和 1204.9)呈现统计效力优势。此外,阔叶乔木具体物种叶、茎和植株地上部分的大体型样本占比平均为 4.5%,6.6 倍于温带森林乔木全球数据。较之 Allometric 模型(均值 R^{2*} 0.92、RMSE 16.4 kg、AIC 3000.6),采用 Logistic 模型估算生物量同样呈现更大 R^{2*}(均值 0.93)、更小 RMSE(均值 15.1 kg)和 AIC(均值 2975.2)。尽管大体型样本占比较之温带森林乔木全球数据提升数倍,但 Logistic 模型较之 Allometric 模型,估算生物量的统计效力虽然更优却提升不显著。这可能与大体型样本绝对数量依旧偏少有关。其中,针叶乔木具体物种的叶、茎和植株地上部分大体型样本平均仅 7 个、5 个和 5 个,而阔叶乔木具体物种对应的大体型样本也仅 15 个、5 个和 5 个。

综上所述,大体型样本量不足,片面突出了 Allometric 模型对中小体型植株生物量与胸径关系的良好拟合,掩盖了无法描述大体型植株生物量随胸径增长而渐趋稳定的缺陷。Logistic 模型通过引入限制因子描述了收敛的生物量增长模式,通过识别随个体体型增长植株生物量出现不同增长阶段的拐点胸径阈值,并通过量化大体型样本占比为解释尽管 Allometric 模型存在缺陷但持续通过验证提供了有效的数据支撑,均展示了 Logistic 模型显著的生态学意义优势。然而,本研究尽管样本量充足(共 198 个物种 26402 个生物量样本),足以确保数据分析的有效性,但在样本区域代表性和生活型代表性上仍有待提高。主要表现在样本主要分布于欧亚大陆(89.1%),未充分涵盖北美洲、南美洲、非洲和大洋洲的温带森林乔木物种;样本以阔叶物种为主(67.7%),对温带森林针叶乔木物种(32.3%)代表性相对较弱。此外,本研究主要集中在地上部分生物量估算,未考虑具有同样重要生态学意义的根系生物量模型验证。因此,建议未来研究,在保证不同体型样本分布相对均匀的合理结构前提下,进一步验证 Logistic 模型在其余不同气候带(如热带、亚热带和寒带)和不同降水梯度(湿润区、半湿润区、半干旱区、干旱区),估算其余不同生活型(灌木和草本)植被地上和地下部分生物量的模型拟合优度和生态学意义。

4　结论

Logistic 模型是估算温带森林乔木生物量的更优模型。较之广泛用于生物量估算的 Allometric 模型,Logistic 模型具有更大 R^{2*}、更小 RMSE 和 AIC,以及更紧密围绕 1:1 参考线的预测值与实测值散点分布,呈现更优统计效力。此外,Logistic 模型通过计算平衡生物量、平衡生长速率,识别开始不同生物量增长模式时所对应的植株胸径阈值,更好地反映了种内种间竞争以及外界资源限制,显著提升了生物量模型的生态学意义。尽管足以验证 Logistic 模型相对优势,但大体型样本的极度缺失(仅不到样本总量的 0.72%),不仅无法充分

体现 Logistic 模型具有良好拟合优度和显著生态学意义的模型优势,也掩盖了 Allometric 模型无法反映大体型植株生物量随胸径增长而渐趋稳定的缺陷。不合理的样本结构是造成 Allometric 模型被重复验证并广泛应用的重要潜在原因。建议未来研究,在确保不同体型样本分布相对均匀的前提下,继续验证 Logistic 模型对不同气候带、物候特征、生活型植物生物量的模拟效力,进而有助于深入认识森林生态系统结构和功能,准确估算碳储量,为减缓全球气候变化提供可靠的科学依据。

参考文献(References):

[1] Forzieri G, Dakos V, McDowell N G, Ramdane A, Cescatti A. Emerging signals of declining forest resilience under climate change. Nature, 2022, 608(7923): 534-539.

[2] 项文化, 田大伦, 闫文德. 森林生物量与生产力研究综述. 中南林业调查规划, 2003, 22(3): 57-60, 64.

[3] 朴世龙, 岳超, 丁金枝, 郭正堂. 试论陆地生态系统碳汇在"碳中和"目标中的作用. 中国科学: 地球科学, 2022, 52(7): 1419-1426.

[4] Zianis D, Mencuccini M. On simplifying allometric analyses of forest biomass. Forest Ecology and Management, 2004, 187(2/3): 311-332.

[5] Xu H, Wang Z J, Li Y, He J L, Wu X D. Dynamic growth models for *Caragana korshinskii* shrub biomass in China. Journal of Environmental Management, 2020, 269: 110675.

[6] 方精云, 陈安平. 中国森林植被碳库的动态变化及其意义. 植物学报, 2001, 43(9): 967-973.

[7] Ebermayer E. Die gesammte lehre der waldstreu mit rücksicht auf Die chemische statik des waldbaues. Berlin: Springer, 1876.

[8] 郭娜, 刘剑秋. 植物生物量研究概述. 亚热带植物科学, 2011, 40(2): 83-88.

[9] 冯宗炜, 汪效科, 吴刚. 中国森林生态系统的生物量和生产力. 北京: 科学出版社, 1999.

[10] Elhacham E, Ben-Uri L, Grozovski J, Bar-On Y M, Milo R. Global human-made mass exceeds all living biomass. Nature, 2020, 588(7838): 442-444.

[11] Cetin M, Sevik H, Yigit N. Climate type-related changes in the leaf micromorphological characters of certain landscape plants. Environmental Monitoring and Assessment, 2018, 190(7): 404.

[12] West P W. Biomass. Tree and Forest Measurement. Cham: Springer International Publishing, 2015: 53-70.

[13] 罗云建, 张小全, 王效科, 朱建华, 侯振宏, 张治军. 森林生物量的估算方法及其研究进展. 林业科学, 2009, 45(8): 129-134.

[14] 杨昆, 管东生. 珠江三角洲地区森林生物量及其动态. 应用生态学报, 2007, 18(4): 705-712.

[15] 李尚益, 方晰, 陈金磊, 李雷达, 辜翔, 刘兆丹, 张仕吉. 人为干扰对中亚热带森林生物量及其空间分布格局的影响. 生态学报, 2018, 38(17): 6111-6124.

[16] 李海涛, 王姗娜, 高鲁鹏, 于贵瑞. 赣中亚热带森林植被碳储量. 生态学报, 2007, 27(2): 693-704.

[17] 杜虎, 曾馥平, 王克林, 宋同清, 温远光, 李春干, 彭晚霞, 梁宏温, 朱宏光, 曾昭霞. 中国南方 3 种主要人工林生物量和生产力的动态变化. 生态学报, 2014, 34(10): 2712-2724.

[18] 陈国鹏, 杨克彤, 张金武, 王立, 曹秀文, 刘锦乾. 甘肃南部 7 种高寒杜鹃生物量模拟. 生态学报, 2021, 41(13): 5377-5384.

[19] 田大伦, 闫文德, 梁小翠, 刘铭. 血水草生物量及碳贮量分布格局. 生态学报, 2013, 33(13): 4165-4171.

[20] Niklas K J. Plant allometry: the scaling of form and process. Chicago: University of Chicago Press, 1994.

[21] Brown S, Lugo A E. Biomass of tropical forests: a new estimate based on forest volumes. Science, 1984, 223(4642): 1290-1293.

[22] 张蔷, 李家湘, 徐文婷, 熊高明, 谢宗强. 中国亚热带山地杜鹃灌丛生物量分配及其碳密度估算. 植物生态学报, 2017, 41(1): 43-52.

[23] 刘国华, 傅伯杰, 方精云. 中国森林碳动态及其对全球碳平衡的贡献. 生态学报, 2000, 20(5): 733-740.

[24] 刘世荣, 柴一新, 蔡体久, 彭长辉. 兴安落叶松人工群落生量物与净初级生产力的研究. 东北林业大学学报, 1990, 18(2): 40-46.

[25] 刘彦春, 张远东, 刘世荣. 川西亚高山次生桦木林恢复过程中的生物量、生产力与材积变化. 生态学报, 2010, 30(3): 594-601.

[26] 曾立雄, 王鹏程, 肖文发, 万睿, 黄志霖, 潘磊. 三峡库区植被生物量和生产力的估算及分布格局. 生态学报, 2008, 28(8): 3808-3816.

[27] 陈小林, 闫文德, 梁小翠, 康文星, 刘曙光, 曾令旗. 湖南安仁县典型森林生态系统生物量和碳贮量. 中南林业科技大学学报, 2017, 37(1): 94-98.

[28] Luo Y J, Wang X K, Ouyang Z Y, Lu F, Feng L G, Tao J. A review of biomass equations for China's tree species. Earth System Science Data, 2020, 12(1): 21-40.

[29] Zheng X J, Wang Y G, Wu X, Ren W, Wu Y, Li Y, Cao X, Ma J, Zhou H. An expanded allometric model for crowns of four co-existing desert shrubs. Trees, 2019, 33(5): 1423-1433.

[30] Lusk C H, Pérez-Millaqueo M M, Piper F I, Saldaña A. Ontogeny, understorey light interception and simulated carbon gain of juvenile rainforest evergreens differing in shade tolerance. Annals of Botany, 2011, 108(3): 419-428.

[31] Zhou G Y, Liu S G, Li Z A, Zhang D Q, Tang X L, Zhou C Y, Yan J H, Mo J M. Old-growth forests can accumulate carbon in soils. Science, 2006, 314(5804): 1417.

[32] Gundersen P, Thybring E E, Nord-Larsen T, Vesterdal L, Nadelhoffer K J, Johannsen V K. Old-growth forest carbon sinks overestimated. Nature, 2021, 591(7851): E21-E23.

[33] Bertsimas D, King A. Logistic regression: from art to science. Statistical Science, 2017, 32(3): 367-384.

[34] Augustin N H, Mugglestone M A, Buckland S T. An autologistic model for the spatial distribution of wildlife. The Journal of Applied Ecology, 1996, 33(2): 339.

[35] Shi R, Tong L, Ding R, Du T, Shukla M K. Modeling kernel weight of hybrid maize seed production with different water regimes. Agricultural Water

Management, 2021, 250: 106851.

[36] Santos Lima G, de Souza Rocha L, Santos-Filho H P, Michereff S J, Laranjeira F F. Modeling the spread of *Fusarium oxysporum* f.sp. *passiflorae* in simulated physical microenvironment. Tropical Plant Pathology, 2021, 46(3): 282-293.

[37] Huang D, Chi H, Xin F F, Miyata A, Kang M, Liu K W, Li R D, Dang H S, Qin Y W, Xiao X M. Improved estimation of gross primary production of paddy rice cropland with changing model parameters over phenological transitions. Ecological Modelling, 2021, 445: 109492.

[38] Hyde K D, Jencso K, Wilcox A C, Woods S. Influences of vegetation disturbance on hydrogeomorphic response following wildfire. Hydrological Processes, 2016, 30(7): 1131-1148.

[39] Ma J M, Yuan C, Zhou J Y, Li Y, Gao G Y, Fu B J. Logistic model outperforms allometric regression to estimate biomass of xerophytic shrubs. Ecological Indicators, 2021, 132: 108278.

[40] Bar-On Y M, Phillips R, Milo R. The biomass distribution on earth. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2018, 115(25): 6506-6511.

[41] Food and Agriculture Organization of the United Nations. Global Forest Resources Assessment, 2020.

[42] de Gouvenain R C, Silander J A Jr. Temperate forests ☆. Reference Module in Life Sciences. Amsterdam: Elsevier, 2017.

[43] 刘可佳, 何念鹏, 侯继华. 中国温带典型森林植物比叶面积的空间格局及其影响因素. 生态学报, 2022, 42(3): 872-883.

[44] 朱建华,田宇,李奇,刘华妍,郭学媛,田惠玲,刘常富,肖文发. 中国森林生态系统碳汇现状与潜力. 生态学报,2023,43(9): 3442-3457.

[45] McKinley D C, Ryan M G, Birdsey R A, Giardina C P, Harmon M E, Heath L S, Houghton R A, Jackson R B, Morrison J F, Murray B C, Pataki D E, Skog K E. A synthesis of current knowledge on forests and carbon storage in the United States. Ecological Applications, 2011, 21(6): 1902-1924.

[46] Falster D S, Duursma R A, Ishihara M I, Barneche D R, FitzJohn R G, Vårhammar A, Aiba M, Ando M, Anten N, Aspinwall M J, Baltzer J L, Baraloto C, Battaglia M, Battles J J, Bond-Lamberty B, van Breugel M, Camac J, Claveau Y, Coll L, Dannoura M, Delagrange S, Domec J, Fatemi F, Feng W, Gargaglione V, Goto Y, Hagihara A, Hall J S, Hamilton S, Harja D, Hiura T, Holdaway R, Hutley L S, Ichie T, Jokela E J, Kantola A, Kelly J W G, Kenzo T, King D, Kloeppel B D, Kohyama T, Komiyama A, Laclau J, Lusk C H, Maguire D A, le Maire G, Mäkelä A, Markesteijn L, Marshall J, McCulloh K, Miyata I, Mokany K, Mori S, Myster R W, Nagano M, Naidu S L, Nouvellon Y, O'Grady A P, O'Hara K L, Ohtsuka T, Osada N, Osunkoya O O, Peri P L, Petritan A M, Poorter L, Portsmuth A, Potvin C, Ransijn J, Reid D, Ribeiro S C, Roberts S D, Rodríguez R, Saldaña-Acosta A, Santa-Regina I, Sasa K, Selaya N G, Sillett S C, Sterck F, Takagi K, Tange T, Tanouchi H, Tissue D, Umehara T, Utsugi H, Vadeboncoeur M A, Valladares F, Vanninen P, Wang J R, Wenk E, Williams R, de Aquino Ximenes F, Yamaba A, Yamada T, Yamakura T, Yanai R D, York R A. BAAD: A biomass and allometry database for woody plants. Ecology, 2015, 96(5): 1445-1445.

[47] Schepaschenko D, Shvidenko A, Usoltsev V, Lakyda P, Luo Y J, Vasylyshyn R, Lakyda I, Myklush Y, See L D, McCallum I, Fritz S, Kraxner F, Obersteiner M. A dataset of forest biomass structure for Eurasia. Scientific Data, 2017, 4: 170070.

[48] Jucker T, Caspersen J, Chave J, Antin C, Barbier N, Bongers F, Dalponte M, van Ewijk K Y, Forrester D I, Haeni M, Higgins S I, Holdaway R J, Iida Y, Lorimer C, Marshall P L, Momo S, Moncrieff G R, Ploton P, Poorter L, Rahman K A, Schlund M, Sonké B, Sterck F J, Trugman A T, Usoltsev V A, Vanderwel M C, Waldner P, Wedeux B M M, Wirth C, Wöll H, Woods M, Xiang W H, Zimmermann N E, Coomes D A. Allometric equations for integrating remote sensing imagery into forest monitoring programmes. Global Change Biology, 2017, 23(1): 177-190.

[49] Kuhn M. Building predictive models in *R* Using the caret Package. Journal of Statistical Software, 2008, 28(5): 1-26.

[50] Temesgen H, Mitchell S J. An individual-tree mortality model for complex stands of southeastern British Columbia. Western Journal of Applied Forestry, 2005, 20(2): 101-109.

[51] Giancristofaro R A, Salmaso L. Model performance analysis and model validation in logistic regression. Statistica, 2007, 63(2): 375-396.

[52] Friedman L M, Furberg C D, DeMets D L. Introduction to clinical trials. Fundamentals of Clinical Trials. New York, NY: Springer New York, 2010: 1-18.

[53] 曾伟生, 唐守正. 非线性模型对数回归的偏差校正及与加权回归的对比分析. 林业科学研究, 2011, 24(2): 137-143.

[54] Northup B K, Zitzer S F, Archer S, McMurtry C R, Boutton T W. Above-ground biomass and carbon and nitrogen content of woody species in a subtropical thornscrub parkland. Journal of Arid Environments, 2005, 62(1): 23-43.

[55] Burnham K P, Anderson D R. Multimodel inference. Sociological Methods & Research, 2004, 33(2): 261-304.

[56] Huxley J S, Teissier G. Terminology of relative growth. Nature, 1936, 137(3471): 780-781.

[57] Brown J H, Gillooly J F, Allen A P, Savage V M, West G B. Toward a metabolic theory of ecology. Ecology, 2004, 85(7): 1771-1789.

[58] Enquist B J, Kerkhoff A J, Stark S C, Swenson N G, McCarthy M C, Price C A. A general integrative model for scaling plant growth, carbon flux, and functional trait spectra. Nature, 2007, 449(7159): 218-222.

[59] Muggeo V M R, Segmented: an R package to fit regression models with broken-line relationships. R News, 2018, 8(1): 20-25.

[60] Feng C Y, Wang H Y, Lu N J, Chen T, He H, Lu Y, Tu X M. Log-transformation and its implications for data analysis. Shanghai Archives of Psychiatry, 2014, 26(2): 105-109.

[61] Bloom A J, Chapin F S, Mooney H A. Resource limitation in plants-an economic analogy. Annual Review of Ecology and Systematics, 1985, 16: 363-392.

[62] Freschet G T, Cornelissen J H C, van Logtestijn R S P, Aerts R. Substantial nutrient resorption from leaves, stems and roots in a subarctic flora: what is the link with other resource economics traits? New Phytologist, 2010, 186(4): 879-889.