

# 模拟中国东部毛竹林分生物量

周潇<sup>1</sup>, 官凤英<sup>1\*</sup>

(1. 国际竹藤中心 北京 100020)

**摘要:**【目的】林分生物量模型可作为森林经营管理的基本决策工具。毛竹林是热带和亚热带地区的主要森林系统，代表着一个巨大的碳汇，减缓了气候变暖。竹林生物量模型对于评估碳对陆地生态系统的贡献非常重要。【方法】我们使用来自中国江苏省宜兴市国有林场的 45 个样地调查数据构建了一个毛竹林生物量模型。【结果】在林分生物量模型中用作预测因子的几个林分变量中，竹子的平均胸径（MDBH）、平均高度（MH）和郁闭度（CD）对模型的贡献显著。为了提高模型的精度，我们通过混合效应建模，将竹林区组作为随机效应引入模型中。混合效应模型描述了林分生物量的大部分变化（ $R^2=0.6987$ ），显著高于普通最小二乘回归模型（ $R^2=0.5748$ ）。【结论】随着 MH 和 CD 的增加，竹林生物量增加，证实了我们模型的生物学逻辑。所提出的林分生物量模型可能具有重要的管理意义，例如，它可以与其他竹子模型相结合，估计不同生长阶段的竹子冠层生物量、固碳量和竹子生物量。

**关键词:** 地上生物量；地下生物量；随机效应；异质性；毛竹

## Modeling stand biomass for moso bamboo forests in eastern China

**Abstract:** 【Objective】Stand biomass models can be used as basic decision-making tools in forest management planning. The moso bamboo (*Phyllostachys pubescens*) forest, a major forest system in tropical and subtropical regions, represents a substantial carbon sink, slowing down the rise of greenhouse gas concentration in the earth's atmosphere. Bamboo stand biomass models are important for assessment of the contribution of carbon to the terrestrial ecosystem. 【Method】We constructed a stand biomass model for moso bamboo using destructively sampled data from 45 sample plots that were located across the Yixing state-owned Farm, Jiangsu Province, China. 【Result】Among several bamboo stand variables used as predictors in the stand biomass models, mean diameter at breast height (MDBH), mean height (MH) and canopy density (CD) of bamboo contributed significantly highly to the model. To increase the model's accuracy, we introduced the effects of bamboo forest block as a random effect into the model through the mixed-effects modeling. The mixed-effects model described a large part of stand biomass variation ( $R^2 = 0.6987$ ), significantly higher than that of the ordinary least square regression model ( $R^2: 0.5748$ ). Our results show an increased bamboo stand biomass with increasing MH and CD, confirming our model's biological logics. 【Conclusion】The proposed stand biomass model may have important management implications, for example it can be combined with other bamboo models to estimate bamboo canopy biomass, carbon sequestration and bamboo biomass at different growth stages.

**Keywords:** Aboveground biomass; Belowground biomass; Random effect; Heteroscedasticity

森林通过光合作用从大气中吸收大量二氧化碳，在茎、枝、叶和根中积累生物量，并增加土壤中的有机碳（Yen and Lee, 2011; Yen, 2016; Yuen et al., 2017）。森林在陆地碳循环中发挥着重要作用，在维持全球气候系统和减缓大气温室气体浓度上升方面发挥着不可替代的作用（Chen et al., 2009; Jyoti Nath et al., 2009; Zachariah et al., 2016）。因此，世界上许多国家都非常重视森林生物量的监测和评估。

竹林主要分布在亚热带和热带地区（Scurlock et al., 2000; Cao et al., 2011; Song et al., 2011; Song et al., 2017）。根据《中国第九次森林清查》，竹林面积 641 万公顷（约占森林总覆盖率的 3.57%），约占全球森林覆盖率的四分之一（FAO, 2010）。毛竹林是我国重要的经济树种之一。相对于其他木本植物，

毛竹具有生长快、产量高、用途多等优点 (Scurlock et al., 2000; Lu 2001)。此外, 毛竹林具有在短生长期积累大量生物量的能力 (Jyoti Nath et al., 2009; Yen and Lee, 2011; Yen, 2016; Yang 2016; Zhou et al., 2022a), 有助于减缓地球大气中温室气体浓度的上升, 因此量化竹林生物量可以作为评估碳循环对陆地生态系统贡献的基本依据 (Zheng et al., 1998 Zhou et al., 2022b)。目前, 许多地区正遭受木材短缺的困扰, 竹林可以成为木材的替代来源。本研究试图对中国竹林生物量和碳固存进行量化和建模。

生物量测量是一项耗时耗力的任务, 因为要砍伐整个竹茎需、挖根、干燥和称重才能进行生物量化, 这在实践中很难做到 (Willebrand et al., 1993; 周国模 2006a; Zeng, 2015; Fu et al., 2016; Zhou et al., 2022a)。生物量模型是根据从感兴趣的样本中获得的样本数据构建的, 经常出现在森林生产力、营养循环和森林生态系统固碳的建模中。与此同时, 构建生物量模型的方法已经从简单的最小二乘回归发展到复杂的非线性混合效应建模和哑变量建模 (Zeng et al., 2011; Fu et al., 2012; Zeng, 2015; Zhou et al., 2021, 2022a, b, c)。目前, 生物量模型的应用越来越多地用于估计植物群落的生物量。

生物量模型基于异速函数 (Chen et al., 2009; Zeng et al., 2011; Fu et al., 2012, 2016; Zeng, 2015; Lin et al., 2017)。近年来, 对植物生物量的研究可能包括: (1) 建立基于个体的生物量模型或应用于区域生物量估计 (如林分、森林、地区、省和国家的生物量) (周国模 2006 a, b; Chen et al., 2009; Zeng et al., 2011, 2017; Fu et al., 2012; Zeng, 2015; Lin et al., 2017); (2) 通过考虑个体植物不同成分的不同生长条件, 构建相容的个体生物量模型系统 (杨星华 2016; Fu et al., 2016; Zhou et al., 2022a); (3) 研究采用不同措施、不同森林类型、不同立地类型和不同林分密度管理的森林的生物量或碳储量 (周国模 2006b; Yen and Lee, 2011; Mensah et al., 2016; Qin et al., 2017; Castillo et al., 2018); 以及 (4) 通过提取重要林分变量 (如树高、郁闭度、冠幅宽度等), 利用遥感数据研究林分生物量积累 (Gonzalez de Tanago et al., 2017; Graves et al., 2018)。毛竹属植物的地下成分 (根) 通常很大, 很难区分, 因为根茎广泛分布, 这是单轴散生竹种的典型特征, 而地上成分可以被视为单一植物。竹子的繁殖和再生主要取决于根茎的扩展和生长, 通常称为鞭状茎和芽 (秆) 的出现。地上的竹竿与树木相似, 而地下的组成部分并不代表单个植物。因此, 基于个体的总生物量模型 (地上+地下) 不能以与树木相同的方式构建。然而, 尽管生物量模型在精确估计毛竹林生物量方面具有潜在价值, 但目前还没有模型。

林分生物量因林分结构、林分发育阶段等特点而异。对于生物量建模, 在不同立地条件下的竹林中进行了测量, 以模拟林分生物量与影响生物量变化的变量之间的关系。生物量数据通常是分层结构的 (同一区组内的多个样地), 因此数据可能具有空间相关性 (Calama and Montero, 2004; Fu et al., 2017; Zhang et al., 2017; Yang et al., 2020)。当使用传统的建模方法, 如普通最小二乘 (OLS) 回归来从这种分层结构的数据集中估计模型参数时, 可能会导致假设检验无效 (West et al., 1984; Yang et al., 2020)。混合效应建模是解决同一主题 (区组或样方) 内观测值之间相关性问题的方法。混合效应建模考虑了数据中的随机性和随机性, 从而大大提高了所得模型的预测精度 (Fu et al., 2017; Pan et al., 2020; Yang et al., 2020; Zhou et al., 2021, 2022c)。林分水平的混合效应生物量模型对于精确估计毛竹林生物量和固碳是必要的。

为了克服由于层次数据结构和缺乏林分生物量估算模型所带来的问题, 本研究旨在 (1) 利用混合效应模型构建毛竹林分生物量模型; (2) 评估影响毛竹林生物量的重要因素。所提出的模型将用于估算毛竹林生物量, 并有可能成为碳核算和支持竹林管理的可靠工具。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究区域

本研究使用了中国江苏省无锡市宜兴国有林场的数据 (图 1)。该地区属中亚热带海洋性季风气候, 年平均最高气温 20-24°C, 年平均最低气温 12-14°C。林场总面积 3273 公顷, 其中森林 3191 公顷。据估计, 江苏省有 4200 万公顷的毛竹林, 占总森林面积的三分之一 (Huang, 2021)。

江苏省毛竹林的传统管理实践包括收获成熟的竹秆、冬春笋、灌木和草以及旅游活动。宜兴林场不给

毛竹林施肥,但也有人干扰。据报道,毛竹的林分密度为 2000–4000 株/hm<sup>2</sup>,平均 DBH 约为 9.8 cm,年龄结构以 du 表示,I du、II du 和 III du 分别为 3:4:3 (I 年生竹秆被称为 1 du,2–3 年被称为 2 du,4–5 年被称为 3 du)。

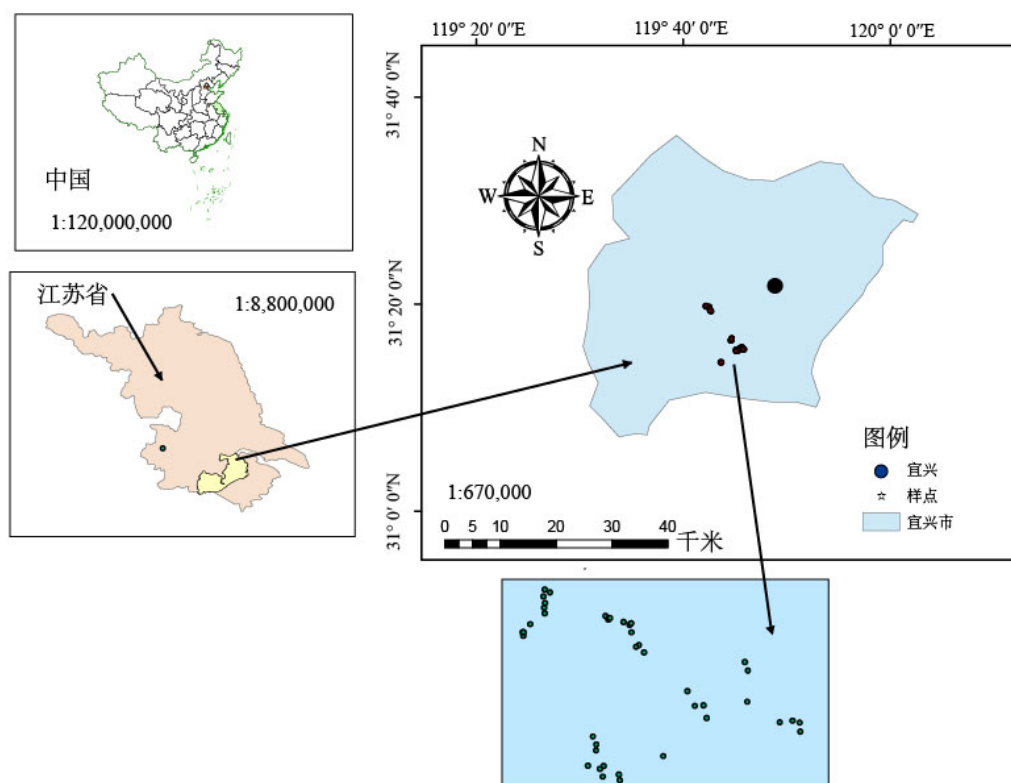


图 1 研究区域位置 (左上): 中国东部宜兴国有林场 (右上), 5 个区块和 45 个样地的空间分布 (底部)

Fig. 1 Location (upper left) of study area: Xixing state-owned forest farm (upper right) in east China and spatial distribution of 5 blocks and 45 sample plots (bottom).

## 1.2 数据收集

使用了 2022 年在毛竹林建立的 45 个临时样地的数据 (图 1)。样地大小为 20×20m, 嵌套在竹林区组内, 共有 45 个样地嵌套在五个区组内。区组是基于不同的坡度, 坡向和坡位的竹林。样方被随机选择, 以代表具有不同立地条件的竹林。在没有因疾病、害虫和其他因素而遭受相当大损害的林分中建立了样地。选定的样地为林分结构和密度、竹林高度和年龄以及场地生产力的变化提供了有代表性的信息。国际竹藤研究中心进行了破坏性采样和数据收集。在每个样地内, 测量所有胸径 (DBH) >5cm 的活着毛竹的胸径、高度 (H) 和枝下高 (HCB)。由于毛竹林独特的生长特征, 涉及两年 (大小年) 的营养周期, 林分年龄被表示为“du” (Tang et al., 2016)。一个“du”(I) 表示 1-2 年, 2 个和 3 个“du (II 和 III) 分别对应 3-4 年和 5-6 年 (Tang et al., 2016)。用鱼眼镜头的数码相机在上午 8:00 至 10:00 之间对竹林的郁闭度 (CD) 进行了测定, 共在离地 1.5 米处进行了 10 次观测。使用图像分析获得样方的 CD (Zhou et al., 2022b, c)。

## 1.3 估计地上生物量

毛竹的收集主要通过年龄 (I du、II du 和 III du)。测量每个区组 (5 个) 的 DBH 和年龄 (du), 并确定每个年龄的平均 DBH。在地面水平上砍伐每个区组中每个年龄具有平均 DBH 的四个竹秆 (5 个区组\*4 个竹秆\*3 个 du 组)。总共收获了 60 根竹秆。

对每根秆进行取样, 并测定每节的重量。以 2m 为区分段, 从每段竹子的上部、中部和下部取子样本, 根据直径, 混合后取样 500–1000 g。采用标准枝条评价方法测定竹枝生物量 (Zhou, 2006a, b; Yang, 2016)。将竹秆分为 2m 段后, 根据每个段的平均基部直径和长度选择三个标准枝条, 取每个枝条的鲜重, 得到平均重量。使用每个竹枝中的活枝条数量来获得枝条的总鲜重。混合后, 收集 500–1000 g 竹枝样品

并干燥以估计干物质。为了测量叶片生物量，移除选定标准枝条的叶片，获得新鲜重量，并取 100-200 g 的子样本进行干燥。在 85℃ 下进行干燥，直到达到恒定重量。茎样品的干燥需要 3-4 天，枝条的干燥需要 2-3 天，叶片的干燥需要 1-2 天。我们使用以下公式来确定每个样品的干重：

$$f(\text{竿,枝,叶}) = \sum_{i=1}^n \text{器官}_{\text{干重}} \frac{\text{器官}_{\text{选择湿重}}}{\text{器官}_{\text{总湿重}}}$$

(1)

其中，n 是杆或标准枝条的数量。

通过对每个器官的生物量求和，获得了单个竹竿的地上生物量

地上竹生物量数据是为了校准周（2006a）提出的模型，该模型结合 DBH 和年龄等其他变量来估计每个竹秆的地上生物量。个体的地上生物量（AGB）使用等式（2）进行估计（周国模，2006a）。样方中几乎没有凋落物，也没有灌木丛，因此两者都不包括在研究中。

$$AGB_{ij} = \beta_1 DBH_{ij}^{\beta_2} \left( \frac{\beta_3 A_{ij}}{A_{ij} + \beta_4} \right)^{\beta_5}$$

(2)

其中  $AGB_{ij}$  是第 i 个样方第 j 株毛竹的地上生物量， $DBH_{ij}$  是第 i 个样方第 j 株毛竹的胸径， $A_{ij}$  是第 i 个样方第 j 株毛竹的年龄。

1.4 估计地下生物量

2022 年 11 月，从每个样地的中心挖出一立方米的土壤，并提取、清洁和称重根系。每个样地重复三次。取根系子样本进行干燥和干物质估算。使用以下公式获得每个样品地块的地下生物量（BGB）。

$$BGB_{ij} = \frac{25}{3} \sum_{n=1}^3 A_{ijn}$$

(3)

其中， $A_{ijn}$  代表第 i 个区块第 j 个样地第 n 个土方中地下生物量的干重， $BGB_{ij}$  代表第 j 个区块第 i 个样地的干重。

林分生物量计算公式如下

$$SB_{ij} = 25 * \sum_{k=1}^n AGB_{ij} + BGB_{ij}$$

(4)

其中 k 是每个样地中的毛竹秆数， $SB_{ij}$  是第 i 个区组的第 j 个样地中毛竹的林分生物量。

表 1.测得的毛竹变量汇总统计数据（MDBH：林分平均直径；MH：林分平均总高度；MHCB：林分平均枝下高；C D：郁闭度；MA：平均年龄；MAG：地上平均生物量；AGB：地上生物量；BGB：地下生物量）

**Tab. 1** Summary statistics of moso bamboo variables measured (min: minimum; max: maximum; SD: standard deviation; MDBH: mean diameter at breast height; MH: mean total height; MHCB: mean height to crown base; CD: canopy density; MA: mean age; MAG: mean aboveground biomass; AGB: Aboveground biomass; BGB: Belowground biomass)

| Variables        | 最小值    | 最大值     | 平均值       | 标准差      |
|------------------|--------|---------|-----------|----------|
| N (individuals h | 1500   | 4500    | 2762.7778 | 668.3857 |
| MDBH (cm)        | 5.9892 | 11.7517 | 9.7836    | 1.0686   |
| MH (m)           | 7.0405 | 13.0567 | 10.9323   | 1.1106   |
| MHCB (m)         | 3.1676 | 8.5550  | 6.3057    | 1.0106   |

|                            |          |           |           |           |
|----------------------------|----------|-----------|-----------|-----------|
| CD                         | 0.3      | 0.8       | 0.5436    | 0.1310    |
| MA (du)                    | 1.4918   | 2.5       | 1.7921    | 0.1829    |
| MAG (kg)                   | 9.4112   | 39.9894   | 22.9000   | 5.2069    |
| AGB (kg ha <sup>-1</sup> ) | 348.2150 | 5502.5574 | 2449.8198 | 1489.8548 |
| BGB (kg ha <sup>-1</sup> ) | 150.3734 | 3568      | 1524.6638 | 758.5164  |
| SB (t ha <sup>-1</sup> )   | 5.2832   | 22.6764   | 10.2648   | 3.1749    |

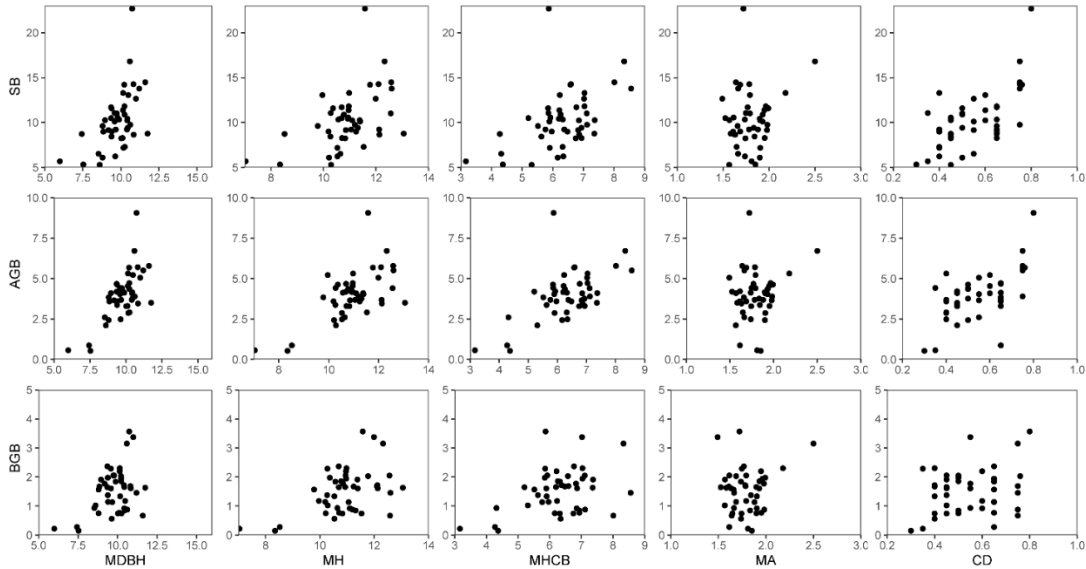


图 2:林分生物量 (SB)、地上生物量 (AGB) 和地下生物量 (BGB) 与五个林分变量的关系: 林分平均胸径 (MDBH)、平均树高 (MH)、平均枝下高 (MHCB)、平均年龄 (A) 和郁闭度 (CD)

Fig. 2. Relationship of stand biomass (SB), total aboveground biomass (AGB), and total belowground biomass (BGB) with each of the five stand variables: mean diameter at breast height (MDBH), mean total tree height (MH), mean height to crown base (MHCB), mean age (A) and canopy density (CD).

1.5 模型方法

1.5.1 选择基本模型 我们从文献中选择了三个代表不同形式 (线性、经验和指数) 的生物量模型 (表 2) (Zeng et al., 2011; Fu et al., 2012; Zeng, 2015; Zhou et al., 2022a; Fu et al., 2016), 并将其用作基础模型。胸径便于测量, 并且与生物量密切相关, 因此我们在模型中使用 MDBH 作为预测变量 (X=MDBH) 来确定性能最佳的模型。每个模型独立地拟合到整个数据集, 并使用标准统计指标进行比较 (等式 5-8)。

$$MD = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (SB_{ij} - \widehat{SB}_{ij}) \tag{5}$$

$$R^2 = 1 - \frac{\sum_{i=1}^n (SB_{ij} - \widehat{SB}_{ij})^2}{\sum_{i=1}^n (SB_{ij} - \frac{\sum_{i=1}^n SB_{ij}}{n})^2} \tag{6}$$

$$RMSE = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (SB_{ij} - \widehat{SB}_{ij})^2}$$

(7)

$$TRE = \sum_{i=1}^n \left| SB_{ij} - \widehat{SB}_{ij} \right| / \sum_{i=1}^n \widehat{SB}_{ij}$$

(8)

其中， $SB_{ij}$  是第  $i$  个区组中第  $j$  个样地的林分生物量， $n$  是样地的数量。MD：平均偏差（残差），RMSE：均方根误差，TRE：总相对误差， $R^2$ ：决定系数。

表 2. 考虑的 SB 候选林分模型 ( $SB_{ij}$  是嵌套在第  $i$  个区组中第  $j$  个样方的林分生物量； $x$  林分变量的向量； $\beta_0$ ,

$\beta$ ,  $\alpha$ ,  $\alpha_0$  和  $\alpha_1$  是参数向量)

Tab.2 SB candidate stand models considered ( $SB_{ij}$  is the stand biomass  $j^{\text{th}}$  sample plot nested in the  $i^{\text{th}}$  block;  $x$ : vector of stand variables;  $\beta_0$ ,  $\beta$ ,  $\alpha$ ,  $\alpha_0$  and  $\alpha_1$  are parameters vectors)

| 编号. | 模型                                | 模型形式        |
|-----|-----------------------------------|-------------|
| L1  | $SB_{ij} = \beta_0 + \beta x$     | Linear      |
| L2  | $SB_{ij} = \beta x^\alpha$        | Empirical   |
| L3  | $SB_{ij} = \alpha \exp(-\beta x)$ | Exponential |

1.5.2 添加预测变量 除MDBH外,毛竹林生物量还可能在很大程度上受到林分或竹子的大小和活力、立地质量和林分密度或竞争的影响 (Rijal et al., 2012; Fu et al., 2013, 2017)。共有 13 个变量,包括 7 个林分水平和个体水平变量,以及 6 个描述立地质量的变量 (表 3),使用最佳模型评估了它们对 SB 变化的潜在贡献。模型中加入了区组的随机效应,以反映场地质量。

表 3.林分生物量模型评估的林分水平变量

Tab 3. Stand-level variables evaluated for stand biomass models.

| 变量      |                                                                                                                                                                                                                                                           |
|---------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 林分或单木活力 | Stand density (N), canopy density (CD), sample plot arithmetic mean diameter (AMD), sample plot quadratic mean diameter (QMD), sample plot dominant bamboo diameter (DD), sample plot arithmetic mean height (AMH), mean age, mean height to crown (MHCB) |
| 立地质量    | sample plot dominant bamboo height (DH), latitude (LE), longitude (LG), aspect (AT), slope (SE), elevation (EN)                                                                                                                                           |

我们使用图形分析并考虑分析中包含的变量的相关性统计,选择了 SB 模型中包含的预测变量 (Uzoh and Oliver, 2008)。此外,基于 RMSE 和 Akaike 信息准则 (AIC) 对林分变量的不同组合及其转换进行了评估。然后使用性能最好的扩展基模型来构建非线性混合效应林分生物量模型。

1.5.3 非线性混合效应林分生物量模型 在扩展基模型中引入块级随机效应,建立了非线性混合效应林分生物量模型。将具有固定效应参数和随机效应的所有可能扩展组合的 NLME 模型备选方案拟合到数据中,并选择具有最小 AIC 和最大对数似然 (LL) 的模型变量进行进一步分析。为了避免过度参数化带来的问题,我们进行了似然比检验 (LRT) (Fang 和 Bailey, 2001)。

我们的初步分析表明，空间相关性对 SB 模型的影响很小，但存在显著的异方差。然后，我们引入了方差-协方差矩阵（Eq.9）来减少异方差（Davidian and Giltinan, 2003）。

$$\mathbf{R}_i = \sigma^2 \mathbf{G}_i^{0.5} \mathbf{\Gamma}_i \mathbf{G}_i^{0.5} \tag{9}$$

其中， $\mathbf{R}_i$ 是区组 i 的方差-协方差矩阵， $\sigma^2$ 是误差分散的比例因子，其等于估计模型的残差方差（G régoire et al., 1995）， $\mathbf{G}_i$ 是描述区组的异方差的对角矩阵，并且  $\mathbf{\Gamma}_i$ 是描述区组观测值的自相关的矩阵，其不显著。因此，被假定为一个单位矩阵。

我们评估了三种常用的方差函数（方程 10-12）在降低异方差方面的有效性（Fu et al., 2020; Yan g et al., 2020），一种指数函数、一种幂函数和一种常加幂函数。我们将每个函数添加到如上所选的最优模型中，并使用 AIC 和 Log likelihood（LL）来评估每个函数的有效性。

$$Var(\xi_{ij}) = \sigma^2 \exp(2\gamma MDBH_{ij}) \tag{10}$$

$$Var(\xi_{ij}) = \sigma^2 MDBH_{ij}^{2\gamma} \tag{11}$$

$$Var(\xi_{ij}) = \sigma^2 (\gamma_1 + MDBH_{ij}^{2\gamma_2})^2 \tag{12}$$

其中， $MDBH_{ij}$ 是第 i 个区组中第 j 个样方的平均胸径， $\gamma, \gamma_1, \gamma_2$ 表示要估计的参数。

1.5.4 非线性林分生物量模型估计 在 R 软件（版本 4.1.0）nlme 函数中实现的 Lindstrom 和 Bates 算法的最大似然（Fu et al., 2013; Yang et al., 2020; Zhou et al., 2021）用于估计所有 nlme 模型。

1.5.5 模型评估 NLME SB 模型的有效性可以使用独立数据进行评估。然而，额外的数据采集成本高昂且有限，因此，我们使用了留一交叉验证（LOOCV）方法，因为它提供了无偏的误差估计（Fu et al., 2020; Yang et al., 2020; Zhou et al., 2021）。常用的统计标准（方程 5-8）用于评估本研究中开发的林分生物量模型的预测性能。

2 结果

2.1 基本模型

使用四个统计标准选择了最佳基本林分生物量模型（方程 5-8）。模型 I.2 的拟合统计数据显示 RMSE 和 TRE 最小，R<sup>2</sup> 最大（表 4），这最终被用作构建毛竹林 NLME 林分生物量模型的基础。

表 4.基本模型的评估统计

Tab. 4. Evaluation statistics of base models (MD: mean residual, RMSE: root mean square error, TRE: total relative error and R<sup>2</sup>: coefficient of determination)

| 模型  | 参数估计      |            | MD         | RMSE   | TRE    | R <sup>2</sup> |
|-----|-----------|------------|------------|--------|--------|----------------|
|     | $\beta_0$ | $\beta_1$  |            |        |        |                |
| I.1 | -5.5239   | 1.6138***  | -4.3027e-1 | 2.6960 | 6.5596 | 0.2949         |
|     | (3.7444)  | (0.3805)   | 5          |        |        |                |
| I.2 | 0.2429    | 1.6386***  | 0.00284    | 2.6891 | 6.5239 | 0.2986         |
|     | (0.2390)  | (0.4257)   |            |        |        |                |
| I.3 | 1.9277*   | -0.1694*** | -0.0035    | 2.6922 | 6.5401 | 0.2969         |
|     | (0.8443)  | (0.0432)   |            |        |        |                |

\*\*\* p < 0.0001; \*\* p < 0.001; \* p < 0.05

2.2 引入林分协变量

我们只使用了那些没有共线并且对模型有显著贡献的林分变量。除了 MDBH，其他选择的变量是 MH 和 CD，它们被认为分别描述林分发育阶段和林分活力。包含 MDBH 和 MH 作为协变量的模型 I.2 显示出最小的 RMSE 和 TRE，以及最大的 R<sup>2</sup>。最终扩展的基础模型（等式 13）最终扩展为 NLME SB 模型。

$$SB_{ij} = \beta_0 CD_{ij}^{\beta_1} MDBH_{ij}^{\beta_2} MH_{ij}^{\beta_3} (1 + \xi_{ij})$$

(13)

2.3 非线性混合效应林分生物量模型

扩展基础模型（方程 13）的四个固定参数（ $\beta_0 - \beta_4$ ）的随机效应有十五个组合。所有的 NLME 模型组合都收敛于有意义的参数估计（表 5）。LRT 测试表明，具有与随机效应相关的参数的林分生物量模型提供了更好的性能。因此，最终的 NLME SB 模型是：

$$SB_{ij} = \beta_0 CD_{ij}^{\beta_1} MDBH_{ij}^{(\beta_2 + \mu_1)} MH_{ij}^{\beta_3} (1 + \xi_{ij})$$

(14)

表 5.与扩展基础模型的固定参数相关的随机效应（方程 13）和每个混合效应模型变体的拟合统计量（方程 4-7）

**Tab. 5. Random effect associated with fixed parameter of the expanded base model (Eq. 13) and fit statistics (Eq. 4 – 7) of each mixed-effects model variant. MD: mean residual, RMSE: root mean square error, TRE: total relative error and R<sup>2</sup>: coefficient of determination**

| 与随机效应相关的固定参数              | MD      | RMSE   | TRE    | R <sup>2</sup> |
|---------------------------|---------|--------|--------|----------------|
| $\beta_0$                 | 0.0182  | 1.8969 | 3.1816 | 0.5748         |
| $\beta_1$                 | 0.0213  | 1.5970 | 2.2344 | 0.6987         |
| $\beta_2$                 | -0.0213 | 1.6379 | 2.3532 | 0.6830         |
| $\beta_3$                 | -0.0215 | 1.6370 | 2.3506 | 0.6834         |
| $\beta_0 \beta_1$         | -0.0213 | 1.5969 | 2.2342 | 0.6987         |
| $\beta_0 \beta_2$         | 0.0184  | 1.8969 | 3.1818 | 0.5748         |
| $\beta_0 \beta_3$         | 0.0184  | 1.8969 | 3.1818 | 0.5748         |
| $\beta_1 \beta_2$         | -0.0212 | 1.5970 | 2.2345 | 0.6987         |
| $\beta_1 \beta_3$         | -0.0213 | 1.5970 | 2.2344 | 0.6987         |
| $\beta_2 \beta_3$         | -0.0215 | 1.6370 | 2.3506 | 0.6834         |
| $\beta_0 \beta_1 \beta_2$ | -0.0213 | 1.5969 | 2.2342 | 0.6987         |
| $\beta_0 \beta_1 \beta_3$ | -0.0213 | 1.5969 | 2.2342 | 0.6987         |
| $\beta_0 \beta_2 \beta_3$ | 0.0184  | 1.8969 | 3.1818 | 0.5748         |
| $\beta_1 \beta_2 \beta_3$ | -0.0213 | 1.5969 | 2.2342 | 0.6987         |

|                                   |         |        |        |        |
|-----------------------------------|---------|--------|--------|--------|
| $\beta_0 \beta_1 \beta_2 \beta_3$ | -0.0213 | 1.5969 | 2.2342 | 0.6987 |
|-----------------------------------|---------|--------|--------|--------|

表 6. 包含随机效应的所有参数组合的对数似然比检验 (L-ratio) (LL, 对数似然; AIC, Akaike 信息准则; L-ratio, 对数似然比)

**Tab. 6. Log-likelihood ratio test (L-Ratio) for all the parameter combinations containing random effects (LL, log-likelihood; AIC, Akaike Information Criterion; and L-Ratio, log-likelihood ratio)**

| 与随机效应相关的固定<br>参数                  | AIC      | LL        | L-Ratio    | p-value |
|-----------------------------------|----------|-----------|------------|---------|
| $\beta_1$                         | 193.5683 | -90.78417 |            |         |
| $\beta_0 \beta_1$                 | 195.5684 | -90.7842  | 5.5104e-05 | 0.9941  |
| $\beta_1 \beta_2$                 | 195.5683 | -90.78416 | 1.0082e-05 | 0.9975  |
| $\beta_1 \beta_3$                 | 195.5683 | -90.78417 | 2.1984e-06 | 0.9988  |
| $\beta_0 \beta_1 \beta_2$         | 197.5684 | -90.7842  | 5.5097e-05 | 1       |
| $\beta_0 \beta_1 \beta_3$         | 197.5684 | -90.7842  | 5.5875e-05 | 1       |
| $\beta_1 \beta_2 \beta_3$         | 197.5683 | -90.78417 | 1.7601e-06 | 1       |
| $\beta_0 \beta_1 \beta_2 \beta_3$ | 199.5684 | -90.7842  | 5.6052e-05 | 1       |

在评估的三个方差函数中 (方程 10-12), 应用于 MDBH 的幂指数形式 (方程 10) 最有效地解释了方差差异方差 (表 7, 图 3 (右))。

表 7. NLME SB 模型的三个方差函数 (指数函数、幂函数和常数加幂函数, 分别为方程 10 11、12) 之间的比较 (AIC, Akaike 信息准则, LL, 对数似然; LRT, 似然比检验)。

**Table 7. Comparisons among three variance functions (exponential function, power function, and constant plus power function, Eq. 10, 11,12, respectively) for the NLME SB model (AIC, Akaike Information Criterion, LL, log-likelihood; LRT, likelihood ratio test).**

| 方差函数   | AIC      | LL        | LRT      | p-value |
|--------|----------|-----------|----------|---------|
| None   | 193.5683 | -90.78417 |          |         |
| Eq. 9  | 187.0951 | -86.54754 | 8.473256 | 0.0036  |
| Eq. 10 | 187.544  | -86.77198 | 8.024384 | 0.0046  |
| Eq. 11 | 189.5439 | -86.77196 | 8.024412 | 0.0181  |

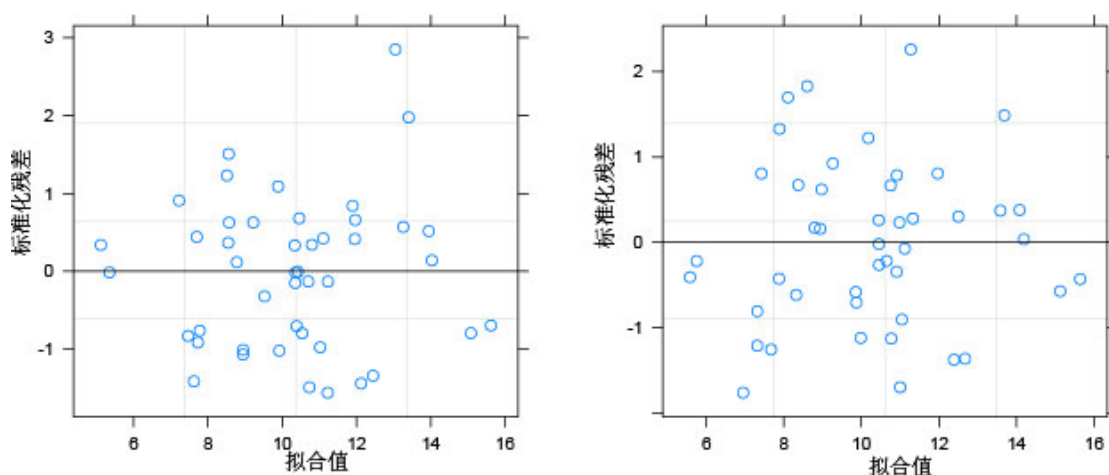


图 3. NLME SB 模型的残差分布 (左: 不含方差函数; 右: 含方差函数)。

Fig. 3. Residuals distribution of the NLME SB model (left: without variance function; right: variance function included).

OLS 回归模型 (方程 13) 和 NLME 模型 (方程 14) 获得的所有参数估计值均与零显著不同 ( $p < 0.05$ )。在代入方程 14 中的估计参数值后, 模型变为:

$$SB_{ij} = 0.1863 CD_{ij}^{0.3558} MDBH_{ij}^{1.2123} MH_{ij}^{0.6083} (1 + \xi_{ij})$$

其中

$$\xi_{ij} \sim N(0, 1.965)$$

Eq. (14) becomes:

$$SB_{ij} = 0.1271 CD_{ij}^{0.1666} MDBH_{ij}^{(1.0456 + \mu_1)} MH_{ij}^{0.8902} (1 + \xi_{ij})$$

其中

$$\mu_i = [\mu_1] \sim N\left[0, \hat{\psi} = 0.0382\right]$$

$$\xi_{ij} \sim N(0, \hat{R}_{ij} = 2.7338 \hat{G}_{ij}^{0.5} \hat{\Gamma}_{ij} \hat{G}_{ij}^{0.5})$$

$$\hat{G}_{ij} = \text{diag}[0.0555 \exp(0.7043 MDBH_{i1}), \dots, 0.0555 \exp(0.7043 MDBH_{in})]$$

$$\Gamma_{ij} = I_{ij}$$

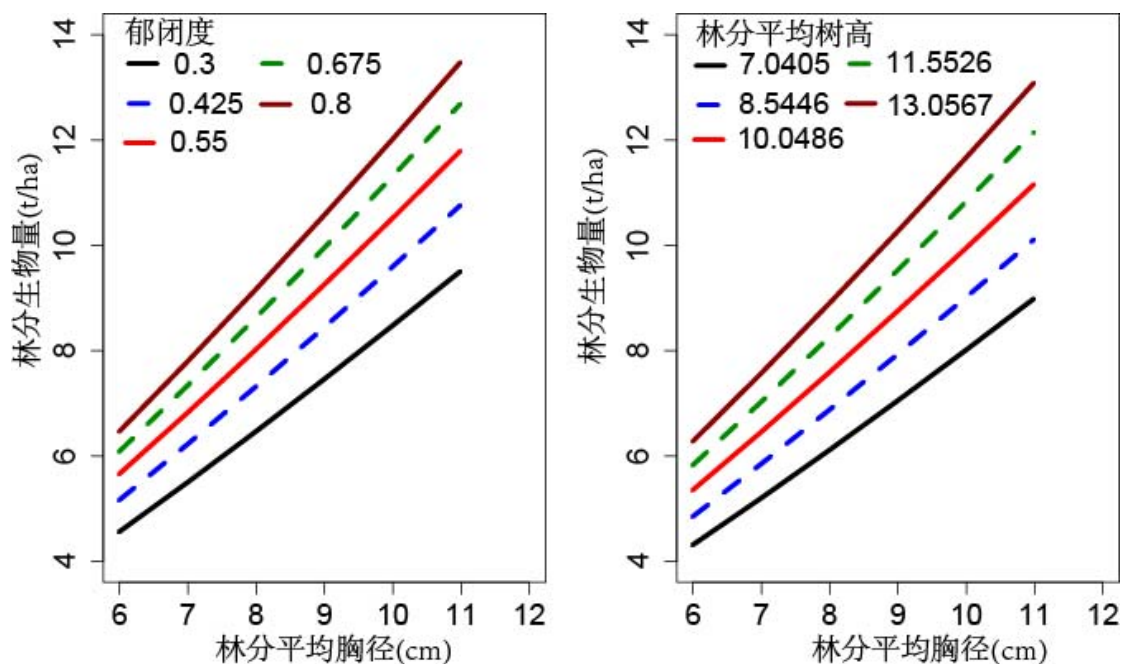


图 4. CD 和 MH 对林分生物量的影响。使用扩展的 OLS 模型生成曲线（等式 13）。观测数据的平均值用于其他变量。

Fig. 4. Effects of CD and MH on the stand biomass. The curves were produced using the expanded OLS Model (Eq. 13). The mean values of the observed data were used for other variables.

我们检查了预测变量对 SB 的模拟影响（图 4）。该分析表明，每个协变量对 SB 变化都有显著贡献。

SB 随 MH 和 CD 的增加而增加，表明 MH 和 CD 对 SB 有显著影响。

## 2.4 模型评估

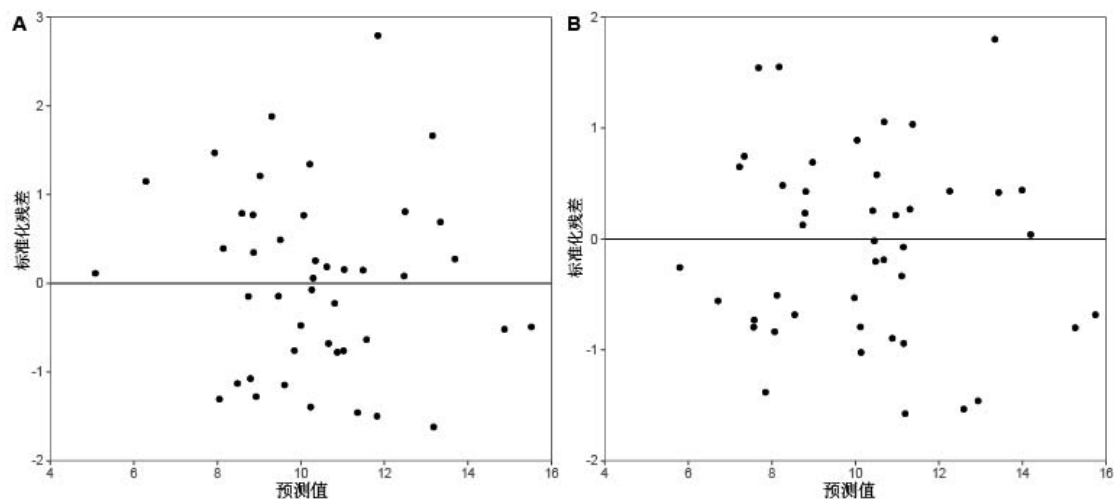


图 5. 每个样本图通过留一交叉验证（LOOCV）预测的残差（左：OLS SB 模型（Eq.13）；右图：NLME SB（等式 14），包括方差（等式 10）

Fig. 5. The residuals predicted by leave one out cross validation (LOOCV) for each sample plot (Left: OLS SB model (Eq. 13); Right: NLME SB (Eq. 14) with variance (Eq. 10) included.

我们使用 LOOCV 方法评估了扩展的基础模型。当将区组随机效应添加到扩展的基础模型中时，预测改进是显著的（图 5）。模型验证表明，OLS SB 模型（Eq.13）和 NLME SB 模型（Eq.14）都描述了林分生物量的很大一部分变化，预测误差没有明显趋势（图 5）。

## 3 讨论

最近，人们越来越关注竹林，因为它比其他木本植物具有许多优势。毛竹在全球碳循环中发挥着重要

作用, 包括限制大气中二氧化碳浓度的碳的积累和储存 (Zachariah et al., 2016; Lin et al., 2017; Xu et al., 2018)。目前还缺乏我们在本研究中提出的获取竹林生物量和碳储量的方法和模型, 即用于估算毛竹林生物量的非线性混合效应林分生物量模型。在评估的几个预测变量中, 我们的模型表现最好, 使用三个变量 (MDBH、MH 和 CD) 作为预测变量, 并添加一个随机分量来描述竹林生物量的区组变化。我们的模型中包含的随机块效应描述了立地质量和林分竞争, 有效地提高了模型的预测精度。

我们的模型表明, 林分生物量与 MDBH 和 MH 显著相关, 前者与竹林生物量呈正相关, 表明 MDBH 对林分生物量的促进作用。DBH 是用于生物量估算的一个不可或缺的变量, 它清楚地反映了林分活力 (Zeng et al., 2011; Fu et al., 2012; Zeng, 2015; Zhou et al., 2022a; Fu et al., 2016)。对于确定的竹林密度, MDBH 越大, 林分的生物量就越大。一些研究表明, 平均竹高可能是评价竹子生命力和品质的关键指标 (Zhang et al., 2014; Zeng, 2015; Fu et al., 2016, 2017; Pan et al., 2020)。MH 越大, 表明生物量相对较高的森林具有更大的竞争力和活力。

我们的研究还揭示了 CD 对林分生物量的显著影响 (图 4), 因为这清楚地反映了竹林的立地质量和活力。然而, 尽管它很重要, 但在之前的任何林分生物量建模研究中都没有考虑到这一点。这项研究的结果表明, 这种方法将引起其他研究竹林的研究人员的兴趣。CD 与林分生物量之间的正相关关系反映了更高的光截获、更高的光合作用、蒸腾作用和其他生理功能 (Lawlor, 2009)。太阳辐射的拦截是林分内树冠宽度和 DBH 生长的主要驱动因素 (Essery et al., 2008)。更好地生长和存活的竹竿将增加林分生物量。

我们还考虑了可能影响毛竹生物量的立地变量, 包括坡度、坡向和坡位。竹子在向阳面上的生长可能比在阴面上的要好 (Che et al., 2022; Wang et al., 2022)。较低的坡度也能促进植物生长, 增加生物量的积累。然而, 在纳入这些变量后, 我们的模型的精度并没有显著提高。这可能是由于模型中包含的块效应作为随机效应, 这在很大程度上解释了立地质量的影响。

林分密度 (茎/公顷) 会显著影响林分生物量 (Zheng et al., 1998; Zhou et al., 2022b)。然而, 我们在本研究中没有考虑林分密度, 假设 CD 将充分反映林分拥挤的程度 (Fu et al., 2013; Zhou et al., 2022c)。我们的分析表明, CD 和 SB 之间的相关性大于 CD 和 N 之间的相关性。

尽管在模型中添加更多的变量可能会在一定程度上提高准确性, 但这可能导致过度参数化导致的参数估计不收敛和有偏差 (Fu et al., 2013, 2017; Zhou et al., 2021), 在调查中会增加库存成本。因此, 具有适当数量变量的预测模型是森林管理者关注的主要问题 (Calama and Montero, 2005; Adame et al., 2008)。为了解决这一问题, 我们在最终林分生物量模型中保留了三个变量。

NLME SB 模型适用的立地条件, 包括每公顷 1500-4500 株的林分密度、相对平缓的斜坡 (0-20°) 和 6.0-11.8 cm 的 DBH。虽然该模型具有重要的管理和研究意义, 有助于确保毛竹林可持续性经营, 它需要在具有类似场地条件的其他林分中进行验证。

我们的模型可以通过估计竹林的生物量来帮助管理者, 并帮助做出选择性砍伐的决定, 以移除较大的竹子并保留可行的较小竹子。只有在进一步研究后, 才建议在不同立地条件的林分中使用它。利用遥感可能是可行的 (García et al., 2010; Fu et al., 2018; Yang et al., 2020), 在降低研究成本的同时, 协助竹林生物量建模研究 (Askne et al., 2017; Fu et al., 2018)。

## 4 结论

将三个与林分生物量强相关的林分变量初步纳入预测毛竹林生物量的最小二乘回归模型中。将区组水平随机效应纳入混合效应模型进一步提高了林分生物量的可预测性。林分生物量随 CD 和 MH 的增加而增

加, 表明该模型的生物学合理性。该林分生物量模型能够准确估计不同生长阶段的竹冠层生物量、固碳量和生物量, 并经过进一步的开发和验证, 可能成为竹林管理者的一个潜在有用的决策辅助工具。

## 参 考 文 献

- Adame P, Rio M, Cañellas I. 2008. A mixed nonlinear height–diameter model for pyrenean oak (*Quercus pyrenaica* Willd.). *For. Ecol. Manag.* 256, 88–98. doi: 10.1016/j.foreco.2008.04.006.
- Askne J, Soja M J, Ulander LMH. 2017. Biomass estimation in a boreal forest from TanDEM-X data, lidar DTM, and the interferometric water cloud model-NC-ND license (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>). *Remote Sens. Environ.* 196, 265–278. doi: 10.1016/j.rse.2017.05.010.
- Calama R, Montero G. 2004. Interregional nonlinear height–diameter model with random coefficients for stone pine in Spain. *Can. J. For. Res.-Rev.* 34, 150–163. doi: 10.1139/x03-199.
- Calama R, Montero G. 2005. Multilevel linear mixed model for tree diameter increment in stone pine (*Pinus pinea*): a calibrating approach. *Silva Fenn.* 39. doi: 10.14214/sf.394.
- Cao Z, Zhou G, Wen G, Jiang P, Zhuang S, Qin H, Wong M H. 2011. Bamboo in subtropical China: Efficiency of solar conversion into biomass and CO<sub>2</sub> sequestration. *Bot. Rev.* 77, 190–196. doi: 10.1007/s12229-011-9075-y.
- Castillo J A, Apan A, Maraseni T, Salmo S. 2018. Tree biomass quantity, carbon stock and canopy correlates in mangrove forest and land uses that replaced mangroves in Honda Bay, Philippines. *Regional Studies in Marine Science*, 24, 174–183. doi: 10.1016/j.rsma.2018.08.006.
- Che C, Xiao S, Ding A, Peng X, Su J. 2022. Growth response of plantations *Hippophae rhamnoides* Linn. on different slope aspects and natural *Caragana opulens* Kom. to climate and implications for plantations management. *Ecol. Indic.* 138, 108833. doi: 10.1016/j.ecolind.2022.108833.
- Chen X, Zhang X, Zhang Y, Booth T, He, X. 2009. Changes of carbon stocks in bamboo stands in China during 100 years. *For. Ecol. Manag.* 258, 1489–1496. doi: 10.1016/j.foreco.2009.06.051.
- Davidian M, Giltinan D M. 2003. Nonlinear models for repeated measurement data: An overview and update. *J. Agric. Biol. Environ. Stat.* 8, 387. doi: 10.1198/1085711032697.
- Essery R, Bunting, P, Rowlands A, Rutter N, Hardy J, Melloh R, Link T, Marks D, Pomeroy J. 2008. Radiative Transfer Modeling of a Coniferous Canopy Characterized by Airborne Remote Sensing. *J. Hydrometeorol.* 9, 228–241. doi: 10.1175/2007JHM870.1.
- Fang Z, Bailey R L. 2001. Nonlinear mixed effects modeling for slash pine dominant height growth following intensive silvicultural treatments. *For. Sci.* 47, 287–300.
- FAO. 2010. Global forest resources assessment 2010: Main report Vol. 163 (Rome, Italy: FAO Forestry Paper; FAO).
- Fu L, Duan G, Ye Q, Meng X, Luo P, Sharma R P, Sun H, Wang G X, Liu Q W. 2020. Prediction of Individual Tree Diameter Using a Nonlinear Mixed-Effects Modeling Approach and Airborne LiDAR Data. *Remote Sens.* 12, 1066. doi: 10.3390/rs12071066.
- Fu L, Lei Y, Wang G, Bi H, Tang S, Song X. 2016. Comparison of seemingly unrelated regressions with error-in-variable models for developing a system of nonlinear additive biomass equations. *Trees* 30, 839–857. doi: 10.1007/s00468-015-1325-x.
- Fu L, Liu Q, Sun H, Wang Q, Li Z, Erxue C, Pang Y, Song X Y, Wang G X. 2018. Development of a System of Compatible Individual Tree Diameter and Aboveground Biomass Prediction Models Using Error-In-Variable Regression and Airborne LiDAR Data. *Remote Sens.* 10, 325. doi: 10.3390/rs10020325.
- Fu L, Sun H, Sharma R P, Lei Y, Zhang H, Tang S. 2013. Nonlinear mixed-effects crown width models for individual trees of Chinese fir *Cunninghamia lanceolata* in south-central China. *For. Ecol. Manage.* 302, 210–220. doi: 10.1016/j.foreco.2013.03.036.
- Fu L, Zeng W S, Tang S Z, Sharma R P, Li H. 2012. Using linear mixed model and dummy variable model approaches to construct compatible single-tree biomass equations at different scales – A case study for Masson pine in Southern China. *J. For. Sci.* 58, 101–115. doi: 10.17221/69/2011-JFS.
- Fu L, Zhang H, Sharma R P, Pang L, Wang G. 2017. A generalized nonlinear mixed-effects height to crown base model for Mongolian oak in northeast China. *For. Ecol. Manage.* 384, 34–43. doi: 10.1016/j.foreco.2016.09.012.
- Gonzalez de Tanago J, Lau Sarmiento A, Bartholomeus H, Herold M, Avitabile V, Raunonen P, Martius C, Goodman R, Disney

- M, Manuri, C. et al. 2017. Estimation of above - ground biomass of large tropical trees with Terrestrial LiDAR. *Methods Ecol. Evol.* 9. doi: 10.1111/2041-210x.12904.
- Graves S, Caughlin T, Asner G, Bohlman S. 2018. A tree-based approach to biomass estimation from remote sensing data in a tropical agricultural landscape. *Remote Sens. Environ.* 218, 32–43. doi: 10.1016/j.rse.2018.09.009.
- Grégoire T G, Schabenberger O, Barrett J P. 1995. Linear modelling of irregularly spaced, unbalanced, longitudinal data from permanent-plot measurements. *Can. J. For. Res.* 25, 137–156. doi: 10.1139/x95-017.
- Jyoti Nath A, Das G, Das A K. 2009. Above ground standing biomass and carbon storage in village bamboos in North East India. *Biomass Bioenergy* 33, 1188–1196. doi: 10.1016/j.biombioe.2009.05.020.
- Lawlor D W. 2009. Musings about the effects of environment on photosynthesis. *Ann. Bot.* 103, 543–549. doi: 10.1093/aob/mcn256.
- Lin M Y, Hsieh I F, Lin P H, Laplace S, Ohashi M, Chen T H, Kume T. 2017. Moso bamboo *Phyllostachys pubescens* forests as a significant carbon sink? A case study based on 4-year measurements in central Taiwan. *Ecol. Res.* 32, 845–857. doi: 10.1007/s11284-017-1497-5.
- Lu C M. 2001. Cultivation and management of bamboo forests. Taiwan Forestry Research Institute Extension Series 135, 204. in Chinese.
- Mensah S, Veldtman R, Assogbadjo A, Glele Kakaï R L, Seifert T. 2016. Tree species diversity promotes aboveground carbon storage through functional diversity and functional dominance. *Ecol. Evol.* 6. doi: 10.1002/ece3.2525.
- Pan L, Mei G, Wang Y, Saeed S, Chen L, Cao Y, Sun Y J. 2020. Generalized Nonlinear Mixed-Effect Model of Individual TREE Height to Crown Base for *Larix Olgensis* Henry in Northeast China. *J. Sustain. For.* 39, 827–840. doi: 10.1080/10549811.2020.1734026.
- Qin H, Chen J, Wu Q, Niu L, Li Y, Liang C F, Shen Y, Xu Q F. 2017. Intensive management decreases soil aggregation and changes the abundance and community compositions of arbuscular mycorrhizal fungi in Moso bamboo *Phyllostachys pubescens* forests. *For. Ecol. Manag.* 400, 246–255. doi: 10.1016/j.foreco.2017.06.003.
- Rijal B, Weiskittel A R, and Kershaw J A. 2012. Development of height to crown base models for thirteen tree species of the North American Acadian Region. *For. Chron.* 88, 60–73. doi: 10.5558/tfc2012-011.
- Scurlock J M O, Dayton D C, Hames B. 2000. Bamboo: an overlooked biomass resource? *Biomass Bioenergy* 19, 229–244. doi: 10.1016/S0961-9534000038-6.
- Song X Z, Zhou G M, Jiang H, Yu S Q, Fu J H, Li W Z, Wang W F, Ma Z H, Peng C H. 2011. Carbon sequestration by Chinese bamboo forests and their ecological benefits: assessment of potential, problems, and future challenges. *Environ. Rev.* 19, 418–428.
- Song X, Li Q, Gu H. 2017. Effect of nitrogen deposition and management practices on fine root decomposition in Moso bamboo plantations. *Plant Soil* 410. doi: 10.1007/s11104-016-2997-8.
- Tang X, Fan S, Qi L, Guan F, Du M, Zhang H. 2016. Soil respiration and net ecosystem production in relation to intensive management in Moso bamboo forests. *CATENA* 137, 219–228. doi: 10.1016/j.catena.2015.09.008.
- Uzoh F C C, Oliver W W. 2008. Individual tree diameter increment model for managed even-aged stands of ponderosa pine throughout the western United States using a multilevel linear mixed effects model. *For. Ecol. Manag.* 256, 438–445. doi: 10.1016/j.foreco.2008.04.046.
- Wang R, Wang Y, Yan F. 2022. Vegetation Growth Status and Topographic Effects in Frozen Soil Regions on the Qinghai–Tibet Plateau. *Remote Sens.* 14, 4830. doi: 10.3390/rs14194830.
- West P W, Ratkowsky D A, Davis A W. 1984. Problems of hypothesis testing of regressions with multiple measurements from individual sampling units. *For. Ecol. Manag.* 7, 207–224. doi: 10.1016/0378-11278490068-9.
- Willebrand E, Ledin S, Verwijst T. 1993. Willow coppice systems in short rotation forestry: Effects of plant spacing, rotation length and clonal composition on biomass production. *Biomass Bioenergy* 4, 323–331. doi: 10.1016/0961-95349390048-9.
- Willebrand E, Eedin S, Verwijst T. 1993. Willow coppice systems in short rotation forestry: Effects of plant spacing, rotation length and clonal composition on biomass production. *Biomass Bioenergy* 4, 323–331.
- Xu L, Shi Y, Zhou G, Xu X, Liu E, Zhou Y, Zhang F, Li C, Fang H Y, Chen L. 2018. Structural development and carbon dynamics of Moso bamboo forests in Zhejiang Province, China. *For. Ecol. Manag.* 409, 479–488. doi: 10.1016/j.foreco.2017.11.057.
- 杨星华. 毛竹单株地上部分生物量相容性模型研究[D].北京林业大学,2016.

- (Yang X H. 2016. A study on per plant aboveground biomass compatible models for *Phyllostachy edulis*. Beijing Forestry university Master Thesis. in Chinese)
- Yang Z, Liu Q, Luo P, Ye Q, Sharma R P, Duan G, Zhang H R, Fu L Y. 2020. Nonlinear mixed-effects height to crown base model based on both airborne LiDAR and field datasets for *Picea crassifolia* Kom trees in northwest China. *For. Ecol. Manag.* 474, 118323. doi: 10.1016/j.foreco.2020.118323.
- Yen T M. 2016. Culm height development, biomass accumulation and carbon storage in an initial growth stage for a fast-growing moso bamboo *Phyllostachy pubescens*. *Bot. Stud.* 57, 10. doi: 10.1186/s40529-016-0126-x.
- Yen T M, Lee J S. 2011. Comparing aboveground carbon sequestration between moso bamboo *Phyllostachys heterocycla* and China fir *Cunninghamia lanceolata* forests based on the allometric model. *For. Ecol. Manag.* 261, 995–1002. doi: 10.1016/j.foreco.2010.12.015.
- Yuen J Q, Fung T, Ziegler A D. 2017. Carbon stocks in bamboo ecosystems worldwide: Estimates and uncertainties. *For. Ecol. Manag.* 393, 113–138. doi: 10.1016/j.foreco.2017.01.017.
- Zachariah, E. J, Sabulal, B, Nair, D. N. K, Johnson, A. J, and Kumar, C. S. P. 2016. Carbon dioxide emission from bamboo culms. *Plant Biol.* 18, 400–405. doi: 10.1111/plb.12435.
- Zeng W S, Tang S Z, Xia Z S, Zhu S, Luo H Z. 2011. Using Linear Mixed Model and Dummy Variable Model Approaches to Construct Generalized Single-Tree Biomass Equations in Guizhou. *For. Res.* Available at: [http://www.cnki.com.cn/Article\\_en/CJFDTOTAL-LYKX201103003.htm](http://www.cnki.com.cn/Article_en/CJFDTOTAL-LYKX201103003.htm) [Accessed February 25, 2023].
- Zeng W S. 2015. Using nonlinear mixed model and dummy variable model approaches to develop origin-based individual tree biomass equations. *Trees* 29, 275–283. doi: 10.1007/s00468-014-1112-0.
- Zeng W S, Duo H, Lei X, Chen X, Wang X, Pu Y, Zou W T. 2017. Individual tree biomass equations and growth models sensitive to climate variables for *Larix* spp. in China. *Eur. J. For. Res.* 136. doi: 10.1007/s10342-017-1024-9.
- Zhang H, Zhuang S, Sun B, Ji H, Li C, Zhou S. 2014. Estimation of biomass and carbon storage of moso bamboo *Phyllostachys pubescens* Mazel ex Houz. in southern China using a diameter–age bivariate distribution model. *For. Int. J. For. Res.* 87, 674–682. doi: 10.1093/forestry/cpu028.
- Zhang X, Cao Q, Duan A G, Zhang J. 2017. Modeling tree mortality in relation to climate, initial planting density and competition in Chinese fir plantations using a Bayesian logistic multilevel method. *Can. J. For. Res.* 47. doi: 10.1139/cjfr-2017-0215.
- 郑郁善,洪伟,邱尔发.毛竹出笋退笋规律的研究[J].林业科学,1998,(S1).
- (Zheng Y S, Hong W, Qiu E F. 1998. Study on the regulation of shoot emergence and degradation of *Phyllostachys heterocycla* CV. *Pubescens* shoot. *Sci. Sylvae Sin.* 34, 73–77. In Chinese)
- 周国模.毛竹林生态系统中碳储量、固定及其分配与分布的研究[D].浙江大学,2006.
- (Zhou G M. 2006a. Carbon Storage, Fixation and Distribution in Mao Bamboo *Phyllostachys pubescens* Stands Ecosystem. ZheJiang University Ph.D. Thesis, Hangzhou, China. In Chinese.)
- 周国模,吴家森,姜培坤.不同管理模式对毛竹林碳贮量的影响[J].北京林业大学学报,2006,(06).
- (Zhou G M, Wu J S, Jiang, P K. 2006b. Effects of different management models on carbon storage in *Phyllostachys pubescens* forests. *Journal of Beijing forestry university* 06: 51-55. In chinese)
- Zhou X, Chen Q, Sharma R P, Wang Y, He P, Guo J, Lei Y C, Fu L Y. 2021. A climate sensitive mixed-effects diameter class mortality model for Prince Rupprecht larch *Larix gmelinii* var. *principis-rupprechtii* in northern China. *For. Ecol. Manag.* 491, 119091. doi: 10.1016/j.foreco.2021.119091.
- Zhou X, Zheng Y, Guan F, Xiao X, Zhang X, Li C. 2022a. Compatible Biomass Model of Moso Bamboo with Measurement Error. *Forests* 13, 774. doi: 10.3390/f13050774.
- Zhou X, Guan F, Fan S, Yin Z, Zhang X, Li C, Zhou Y. 2022b. Modeling Degraded Bamboo Shoots in Southeast China. *Forests* 13, 1482. doi: 10.3390/f13091482.
- Zhou X, Zheng Y, Guan F, Sharma R P, Zhang X, Zhou Y. 2022c. Nonlinear Mixed-Effects Height to Crown Base Model for Moso Bamboo *Phyllostachys heterocycla* Carr. Mitford cv. *Pubescens* in Eastern China. *Forests* 13, 823. doi: 10.3390/f13060823.