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

日本落叶松人工林叶量动态变化规律及其与数量成熟龄的关系

汪春霞 唐雪海 陈东升 葛春雨

Dynamic changing rule in leaf mass of *Larix kaempferi* plantations and its relationship with quantitative maturity age

Wang Chunxia, Tang Xuehai, Chen Dongsheng, Ge Chunyu

引用本文:
汪春霞, 唐雪海, 陈东升, 葛春雨. 日本落叶松人工林叶量动态变化规律及其与数量成熟龄的关系[J]. 北京林业大学学报, 2025, 47(9):24–35. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250226
Wang Chunxia, Tang Xuehai, Chen Dongsheng, Ge Chunyu. Dynamic changing rule in leaf mass of *Larix kaempferi* plantations and its relationship with quantitative maturity age[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2025, 47(9):24–35. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250226

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250226

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

基于遗传效应和气候变量的日本落叶松微纤丝角预测
Microfibril angle prediction of *Larix kaempferi* based on genetic effects and climate variables
北京林业大学学报, 2024, 46(7): 44–54. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20230063

基于林木分级的大兴安岭天然兴安落叶松树高曲线研究
Height curve of natural *Larix gmelinii* in the Daxing’anling Mountains of northeastern China based on forest classification
北京林业大学学报, 2023, 45(5): 88–96. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210513

日本落叶松*LkERF5*过表达增强烟草耐旱性
Overexpression of *LkERF5* in *Larix kaempferi* to enhance drought tolerance in tobacco
北京林业大学学报, 2025, 47(6): 101–110. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20240419

湖南省主要树种单木相容性生物量模型系统研建
Development of a compatible biomass model system for individual trees of major tree species in Hunan Province of central China
北京林业大学学报, 2025, 47(3): 61–72. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20240436

亚热带日本落叶松人工林枯落物及土壤层水文效应
Hydrological effects of litter and soil layers of *Larix kaempferi* plantation in subtropical regions
北京林业大学学报, 2021, 43(8): 60–69. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200259

日本落叶松无性系种子园球果产量对长期氮磷钾配方施肥的响应
Response of cone yield in clonal seed orchard of *Larix kaempferi* to long–term nitrogen, phosphorus and potassium formula fertilization
北京林业大学学报, 2022, 44(1): 9–18. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200163

DOI:10.12171/j.1000−1522.20250226

日本落叶松人工林叶量动态变化规律及其与数量成熟龄的关系

汪春霞[1,2] 唐雪海[1,2] 陈东升[3] 葛春雨[1,2]

（1. 安徽农业大学林学与园林学院，安徽 合肥 230036；2. 安徽省林木资源培育重点实验室，安徽 合肥 230036；3. 林木资源高效生产全国重点实验室，国家林业和草原局林木培育重点实验室，中国林业科学研究院林业研究所，北京 100091）

摘要:【目的】探索日本落叶松叶量（叶片干质量）、林分蓄积、林分密度的变化规律，并深入分析林分叶量与数量成熟龄的关系。**【方法】**以湖北省建始县长岭岗林场日本落叶松人工林为研究对象，基于 30 个样地的 90 株解析木数据，构建了单木叶量、林分密度、林分叶量和林分蓄积模型，探究单木和林分叶量动态变化规律，以及林分叶量高峰时间与数量成熟龄之间的关系。**【结果】**（1）添加哑变量（优势木、平均木、劣势木）并以幂函数作为异方差的 Logistic 方程为单木叶量的最佳模型（R^2 = 0.620、rRMSE = 0.554、RMSE = 2.821 kg、MAE = 1.756 kg），林分密度最优模型为 Logical 方程（R^2 = 0.708、rRMSE = 0.190、RMSE = 187.975 株/hm^2、MAE = 168.045 株/hm^2），林分蓄积最优模型为 Korf 方程（R^2 = 0.703、rRMSE = 0.337、RMSE = 59.681 m^3/hm^2、MAE = 48.705 m^3/hm^2）。（2）单木叶量随林龄增加而增加，而林分叶量呈单峰趋势，在 24 a 达到峰值后下降；不同林层的叶量随林龄增长呈现明显的分层特征。（3）林分叶量与蓄积年平均生长量变化趋势一致，林分叶量达到峰值时间与数量成熟龄（24 a）高度吻合。**【结论】**本研究构建的考虑树木等级的叶量预测模型，揭示了单木与林分尺度上的叶量动态差异，研究还发现林分叶量峰值出现时间与数量成熟龄高度一致，为湖北地区日本落叶松的叶量准确预估、科学制定森林经营方案及确定最佳采伐期提供理论依据和实践指导。

关键词：日本落叶松；叶量；哑变量；数量成熟龄

中图分类号：S758 **文献标志码：**A **文章编号：**1000−1522(2025)09−0024−12

引文格式：汪春霞，唐雪海，陈东升，等. 日本落叶松人工林叶量动态变化规律及其与数量成熟龄的关系［J］. 北京林业大学学报，2025，47(9)：24−35. Wang Chunxia, Tang Xuehai, Chen Dongsheng, et al. Dynamic changing rule in leaf mass of *Larix kaempferi* plantations and its relationship with quantitative maturity age［J］. Journal of Beijing Forestry University, 2025, 47(9): 24−35.

Dynamic changing rule in leaf mass of *Larix kaempferi* plantations and its relationship with quantitative maturity age

Wang Chunxia[1,2] Tang Xuehai[1,2] Chen Dongsheng[3] Ge Chunyu[1,2]

(1. College of Forestry and Landscape Architecture, Anhui Agricultural University, Hefei 230036, Anhui, China;
2. Anhui Provincial Key Laboratory of Forest Resources and Silviculture, Anhui Agricultural University, Hefei 230036, Anhui, China;
3. State Key Laboratory of Efficient Production of Forest Resources, Key Laboratory of Tree Breeding and Cultivation of National Forestry and Grassland Administration, Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China)

收稿日期：2025−06−18 **修回日期：**2025−07−28

基金项目：“十四五”国家重点研发计划（2023YFD2200801）。

第一作者：汪春霞。主要研究方向：森林经理。Email：23720252@stu.ahau.edu.cn 地址：230026 安徽省合肥市蜀山区长江西路 130 号安徽农业大学林学与园林学院。

责任作者：陈东升，研究员。主要研究方向：森林培育与可持续经营。Email：chends@caf.ac.cn 地址：100091 北京市海淀区香山路东小府 1 号中国林科院林业所。

本刊网址：http://j.bjfu.edu.cn；http://journal.bjfu.edu.cn

Abstract: [**Objective**] Through growth equations, this paper investigates the dynamics of leaf mass (leaf dry mass), stand volume, and stand density in *Larix kaempferi*, with a focus on examining the relationship between stand leaf mass and quantitative maturity age. [**Method**] This study focused on *Larix kaempferi* plantations in the Changlinggang Forest Farm, Jianshi County, Hubei Province of central China. Based on data from 90 sample trees across 30 sample plots, we developed individual tree leaf mass stand density, stand leaf mass, and stand volume models. The aim was to investigate the dynamic patterns of leaf mass at both individual tree and stand levels, as well as the relationship between peak stand leaf mass timing and quantitative maturity age. [**Result**] (1) The optimal model for individual tree leaf mass was a heteroscedasticity-adjusted Logistic equation incorporating dummy variables (dominant, intermediate, and suppressed trees) with a power function (R^2 = 0.620, rRMSE = 0.554, RMSE = 2.821 kg, MAE = 1.756 kg). The optimal model for stand density was a Logistic equation (R^2 = 0.708, rRMSE = 0.190, RMSE = 187.975 plant/ha, MAE = 168.045 plant/ha). The optimal model for stand volume was a Korf equation (R^2 = 0.703, rRMSE = 0.337, RMSE = 59.681 m^3/ha, MAE = 48.705 m^3/ha). (2) The leaf mass of a single tree increased with forest age, while the leaf mass of stand showed a unimodal trend, reaching its peak at 24 years and then decreasing. The leaf mass of different forest layers showed obvious stratification characteristics with the increase of forest age. (3) The trend of changes in annual average growth of forest leaves and stock volume were consistent, and the time when the forest leaves reaching their peak was highly consistent with the quantity maturity age (24 years). [**Conclusion**] The tree-class-based leaf mass prediction model developed in this study accurately captures the differences in leaf dynamics at both individual tree and stand scales. It is also found that the peak stand leaf mass coincides closely with quantitative maturity age. These findings provide a theoretical basis and practical guidance for accurate leaf mass estimation, scientific forest management planning, and optimal rotation age determination for *Larix kaempferi* plantations in Hubei Province of central China.

Key words: *Larix kaempferi*; leaf mass; dummy variable; quantitative maturity age

树冠是树木光合作用的核心区域，承担着吸收光能、固定二氧化碳并将其转化为有机碳的关键功能。因此，树冠的叶含量及其空间分布特征是衡量树木碳汇能力的重要指标[1]。叶片作为植物光合作用的主要器官，在全球碳循环中扮演着气候调节者的重要角色，同时其形成的微环境也为众多生物提供了栖息地和繁殖场所，从而成为维系生态系统生物多样性的关键要素[2]。此外，叶量(叶片干质量)对土壤肥力及养分循环过程亦具有深远影响，不同植被类型间的叶量差异可能引发养分循环效率的显著变化。

关于林分叶量随林龄的动态变化，早期研究提出了两种典型假说：叶量恒定假说与叶量最大假说。前者认为林分在达到初始峰值后，叶量趋于相对稳定的水平[3−4]，而后者认为叶量在树木生长早期达到一个峰值后，随着林冠的郁闭与林木间竞争加剧，会出现一定程度的下降[5]。通过模拟林分叶量与林龄的关系发现，林分叶量随林龄的增加呈下降的趋势[6−9]。树木叶量的研究多把胸径、树高、冠幅等林木因子引入 CAR 模型或 VAR 模型，进而构建叶量估测模型[10]。另一些研究基于管道模型理论，利用胸高处边材面积、胸径和冠基部直径等指标与单木叶量的异速生长关系，建立单木叶量预测模型来间接估测叶量[11−12]。然而，现有研究多集中于特定时期单木叶量的静态估测，而对单木、林分尺度的叶量随林龄变化动态规律关注较少。

人工林是全球森林资源的重要组成部分，在维持木材供应链、缓解天然林采伐压力、促进生态修复及推动林业经济发展等方面发挥着不可替代的作用。数量成熟龄是指材积平均生长量与连年生长量达到平衡时的林龄[13]，它是确定森林合理采伐期和轮伐期的重要依据，也是森林经营管理中的关键指标之一。传统的数量成熟龄主要考虑木材产量，而叶量的引入可以提供一个新的视角。叶量分布特征是反映树木生长状况和木材质量的重要指标，其空间格局和动态变化能够直观表征林分的结构特征与竞争关系。我国人工林已达 6 933 万 hm^2，居世界第一位，落叶松(*Larix gmelinii*)在我国人工林用材树种中面积排名第 4，而日本落叶松(*Larix kaempferi*)具有生长快、适应性强、用途广等优点[14−15]，在我国辽宁、湖北、河南、甘肃等地区广泛分布，已成为温带、暖温带、北亚热带高山地区营造短周期工业用材林的重要树种。

鉴于此，本研究以日本落叶松人工林为研究对象，分别构建日本落叶松单木叶量、林分叶量、林分密度、林分蓄积模型，探究日本落叶松不同等级单木叶量与林分叶量的动态变化规律，叶量高峰时间与数量成熟龄的关系，为制定合理采伐强度和科学经营措施提供支撑。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于湖北省建始县长岭岗林场(110°03′E，30°48′N)，该林场是中国南方规模最大的日本落叶松人工林基地。区域地形以中高山为主，海拔范围 1 600 ~ 1 900 m，平均坡度小于 15°，成土母质以山地黄棕壤为典型代表。气候类型属北亚热带季风气候，年均温 11.7℃，年降水量 1 884.3 mm，无霜期 203 d，常年相对湿度维持在 85% 左右。森林植被丰富，主要乡土乔木树种有檫木(*Sassafras tzumu*)、漆树(*Toxicodendron vernicifluum*)、鹅掌揪(*Liriodendron chinense*)、桦木(*Betula* spp.)、锥栗(*Castanea henryi*)等。

1.2 样地设置

在湖北省建始县长岭岗林场选取 1977—2014 年间 10 个造林年份(1977、1983、1988、1994、1998、2003、2007、2009、2011、2014 年)作为林龄梯度，每个造林年份设置 3 个 20 m × 30 m 的重复样地，共 30 个标准样地(图 1、表 1)。2019 年 7 月，在样地内利用胸径尺对活立木进行每木检尺，配合激光测高仪精确测定树高和冠幅等形态指标；同时记录样地信息，包括地形因子(海拔、坡度、坡向、GPS 坐标)、林分结构参数(郁闭度)和土壤特性(腐殖层厚度)等数据。

1.3 解析木材积与叶量的测定与计算

利用样地每木检尺数据，按照等断面积标准木法[13]将样木分为优势木、平均木、劣势木，共计选取 90 株树冠良好、树干无分叉的标准木作为解析样木。使用孙拥康等[16]二元材积公式计算样地每株材积，然后根据分段计算的解析木材积与二元材积公式所得到的材积之比进行修正，修正后累加样地内单木材积得到样地蓄积，再根据样地蓄积与每公顷株树计算林分蓄积。

树冠每层叶量的测定方法如下：将选定的解析木分为上、中、下层，在每一层内，采用标准枝法进行叶量的测定，并在树冠的每一轮内均选取长势良好的枝条作为标准枝。先用高精度电子称测量所有一级枝的带枝叶鲜质量；再将标准枝进行枝叶分离，分别用电子天平称其鲜质量并记录。然后将所有标准枝上的叶在烘箱 85 ℃ 环境下烘干至质量恒定，得到叶干质量(表 2)。有关第 i 轮叶鲜质量(F_i)、干质量(D_i)计算如下公式，每层每轮叶干质量累加得到单株叶量。

$$F_i = \frac{m_{\mathrm{l}i}}{m_{\mathrm{b}i}} \times m_i \tag{1}$$

$$D_i = \frac{m_{\mathrm{ld}i}}{m_{\mathrm{l}i}} \times F_i \tag{2}$$

式中：$m_{\mathrm{l}i}$ 为第 i 轮标准枝的叶鲜质量，$m_{\mathrm{b}i}$ 为第 i 轮标准枝的带枝叶鲜质量，m_i 第 i 轮全部带枝叶鲜质量。$m_{\mathrm{ld}i}$ 为第 i 轮标准枝的叶干质量。

1.4 林层划分

本研究林层划分以每个林分中优势木的树高为

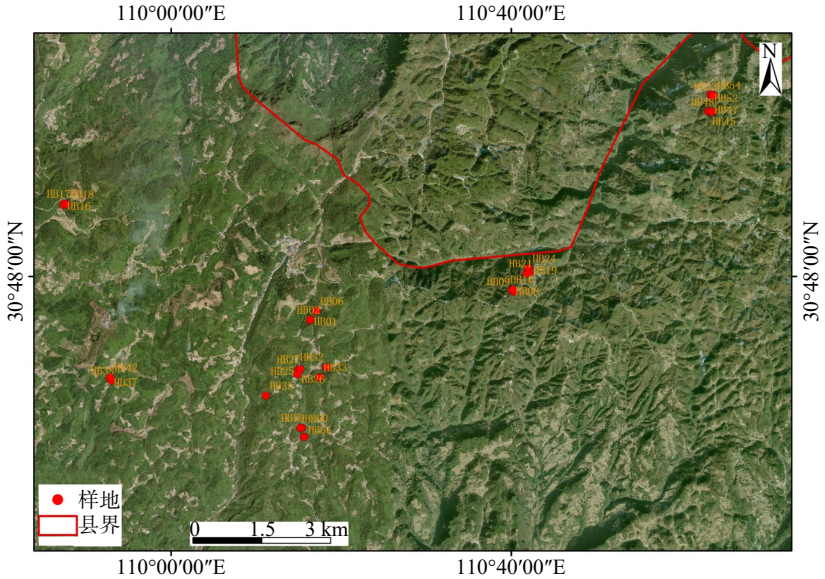


图 1 样地分布图

Fig. 1 Distribution map of sample plots

表 1　样地基础信息

Tab. 1　Basic information of sample plots

造林时间	土壤厚度/cm	坡度/(°)	坡向	坡位	郁闭度	总数	活株	林分平均胸径/cm	林分平均高/m
1977年3月	30 ~ 50	< 5	半阳	下	0.7	35	34	26.3	27.6
1977年3月	30 ~ 50	5 ~ 15	半阳	下	0.7	27	26	27.6	27.4
1977年3月	30 ~ 50	< 5	阴	平	0.7	33	26	30.1	28.0
1983年3月	50 ~ 80	< 5	阳	平	0.9	37	33	28.3	28.1
1983年3月	50 ~ 80	< 5	阳	平	0.9	31	29	26.2	26.8
1983年3月	50 ~ 80	< 5	阳	平	0.9	32	30	25.8	29.4
1988年3月	30 ~ 50	< 5	阳	下	0.8	40	30	23.3	21.0
1988年3月	30 ~ 50	< 5	阳	下	0.8	38	30	24.3	22.8
1988年3月	30 ~ 50	5 ~ 15	阳	中	0.8	33	26	24.7	21.3
1994年3月	50 ~ 80	< 5	半阳	平	0.9	71	66	16.7	17.6
1994年3月	30 ~ 50	5 ~ 15	阴	中	0.9	42	35	19.3	20.4
1994年3月	30 ~ 50	5 ~ 15	阴	中	0.9	46	43	19.4	20.0
1998年3月	30 ~ 50	5 ~ 15	半阴	下	0.9	66	63	17.7	19.1
1998年3月	30 ~ 50	< 5	半阴	下	0.9	60	59	16.7	17.4
1998年3月	30 ~ 50	5 ~ 15	阳	下	0.9	54	53	17.5	16.7
2003年3月	50 ~ 80	< 5	半阴	平	0.8	96	96	13.9	16.3
2003年3月	50 ~ 80	5 ~ 15	阳	中	0.9	80	79	14.4	15.3
2003年3月	50 ~ 80	< 5	阳	中	0.9	91	89	15.3	16.0
2007年3月	50 ~ 80	< 5	阳	下	0.6	71	71	7.5	7.7
2007年3月	50 ~ 80	5 ~ 15	阳	下	0.7	90	88	8.8	9.6
2007年3月	50 ~ 80	5 ~ 15	半阳	下	0.8	93	89	8.9	9.5
2009年3月	30 ~ 50	< 5	阳	下	0.8	68	68	9.2	8.7
2009年3月	50 ~ 80	< 5	阳	下	0.8	76	76	10.3	8.8
2009年3月	50 ~ 80	< 5	阳	下	0.8	90	90	8.4	8.0
2011年3月	50 ~ 80	< 5	阳	上	0.8	74	74	8.5	8.1
2011年3月	50 ~ 80	< 5	阳	上	0.8	74	74	7.9	7.4
2011年3月	50 ~ 80	5 ~ 15	阳	中	0.8	95	95	7.3	7.5
2014年3月	50 ~ 80	5 ~ 15	阳	中	0.5	102	102	4.3	5.1
2014年3月	30 ~ 50	< 5	半阳	中	0.5	77	77	3.4	4.2
2014年3月	30 ~ 50	5 ~ 15	半阳	下	0.6	82	82	4.9	5.5

表 2　样地描述统计

Tab. 2　Descriptive statistics of sample plots

项目	林分变量	样本数	最小值	最大值	平均值	标准差
单木因子	胸径/cm	90	3.2	35.7	16.9	8.7
	树高/m	90	4.3	33.2	17.3	8.3
	冠幅/m	90	0.4	23.1	9.3	7.1
	材积/m^3	90	0.002 5	1.793 7	0.348 2	0.412 6
	单木叶干质量/kg	90	0.338 9	31.044 3	4.867 8	5.214 1
林分因子	林龄/a	30	5.0	42.0	20.6	12.0
	林分密度/(株·hm^{-2})	30	433	1 700	1 024	422
	林分蓄积/(m^3·hm^{-2})	30	5.813 2	486.095 4	185.784 6	145.499 0

标准，将每个林分内划为 3 个垂直高度层，其中树高大于等于 2/3 林分优势木的为上层林木，树高在 1/3～2/3 林分优势木为中层林木，树高小于且等于 1/3 林分优势木的为下层林木[17]。

1.5 基础模型选取

树木的生长速率随树龄增长而改变，其生长阶段曲线通常表现为 S 型趋势。本研究采用 5 种理论生长方程和 1 种经验方程（表 3）[13]模拟单木叶量和林分蓄积的变化趋势。在自然稀疏条件下，林分密度的变化规律可采用基于 Shinozaki 植物生长理论[18]的 Logistic 方程来描述。

1.6 哑变量模型构建

探究不同树木等级之间的差异，对于了解树木的生长规律具有关键作用。分别构建不同等级树木（优势木、平均木、劣势木）叶量模型比较复杂且不便于实际应用，因此，本研究将不同等级树木作为哑变量，引入到单木叶量模型，在处理不同等级树木时，创建了哑变量用于区别不同等级，构建哑变量如下：优势木（$X_1=1, X_2=0$）、平均木（$X_1=0, X_2=1$）、劣势木（$X_1=0, X_2=0$）。

在林木生物量构建模型中普遍存在异方差问题，模型的残差与预测值呈正相关，从而影响模型可靠性。为了消除异方差问题，本研究采用指数函数（varEXP）、幂函数（varPower）和常数加幂函数（varConstPower）来矫正数据中的异方差现象[19]。

1.7 林分叶量模型

在自然稀疏下，林分叶量模型通过单木叶量与林分密度的乘积来反映。

$$Y(t)=y(t)N(t) \tag{3}$$

式中：$Y(t)$是林龄 t 时的林分叶量，$N(t)$是林龄 t 时的林分密度。

1.8 数量成熟龄的确定

首先对上述拟合得到的最优林分蓄积模型进行一阶导数运算，得到蓄积连年生长量方程（current annual increment，CAI）。其次，将林分蓄积模型除以林分年龄，得到蓄积年平均生长量方程（mean annual increment，MAI）。最后，分析 CAI 与 MAI 的交点，确定林分的数量成熟年龄。根据 Korf 方程确定定量成熟年龄。

$$\begin{cases} V(t)=a\mathrm{e}^{-bt^{-c}} \\ M_{\mathrm{AI}}=\dfrac{V(t)}{t}=\dfrac{a\mathrm{e}^{-bt^{-c}}}{t} \\ C_{\mathrm{AI}}=\dfrac{\mathrm{d}V(t)}{\mathrm{d}t}=abct^{-c-1}\mathrm{e}^{-bt^{-c}} \\ M_{\mathrm{AI}}=C_{\mathrm{AI}} \end{cases} \tag{4}$$

式中：$V(t)$为林分蓄积，a、b、c 为特定参数，t 为林龄，M_{AI} 为蓄积年平均生长量，C_{AI} 为蓄积连年生长量。

1.9 模型评价与检验指标

本研究采用十折交叉验证法（ten-fold cross validation）分别对单木叶量、林分密度和蓄积模型进行评价。在模型拟合优度评估方面，选取决定系数（coefficient of determination，R^2）、赤池信息准则（akaike information criterion，AIC）和对数似然值（log-likelihood，LL）作为核心指标，其中最优模型的判定标准为：同时满足收敛条件，且具有最大 R^2、LL 值和最小 AIC 值。对不同参数的哑变量模型进行似然比检验（likehood ratio test，LRT），选择差异显著（$P<0.05$）的模型，避免模型过参数化。同时采用决定系数（R^2）、平均绝对误差（mean absolute error，MAE）、均方根误差（root mean square error，RMSE）、相对均方根误差（relative root mean square error，rRMSE）对模型预测性能进行评估。

本研究数据分析均在 R 4.4.1 中完成，模型的拟合和检验是在 R 4.4.1 环境下调用“nlme”软件包实现；绘图工作在 Origin 2021 中完成。

2 结果与分析

2.1 模型构建

2.1.1 单木叶量模型

基于 6 种基础生长方程对单木叶量生长过程进行拟合分析（表 4）。结果表明，Logistic 生长方程表现出较好的拟合效果，其 R^2、AIC、LL 值分别为 0.284、471.764、−231.882。为探索不同等级树木之间的差异，引入哑变量，不同组合形式有 62 种组合（表 5）。为了简化模型，从中筛选只包括单一哑变量的模型，最终拟合成功的模型有 9 个。其中，在参数 a 上添加哑变量拟合效果最佳，模型拟合优度显著提升（$R^2=0.663$，AIC = 415.251，LL = −201.624）。

通过分析单木叶量标准残差图（图 2a）发现，标准残差呈喇叭状分布，这表明模型存在显著的异方

表 3 树木生长方程

Tab. 3 Tree growth equations

方程	生长方程形式	参数及含义
Richards	$y=a(1-\mathrm{e}^{-bt})^c$	a, b, c是特定参数 t为林分年龄 y为叶量或林分蓄积或林分密度
Logistic	$y=\dfrac{a}{(1+b\mathrm{e}^{-ct})}$	
Gompertz	$y=ae^{-b\mathrm{e}^{-ct}}$	
Mitscherrlich	$y=a(1-b\mathrm{e}^{-ct})$	
Korf	$y=a\mathrm{e}^{-bt^{-c}}$	
修正Weibull	$y=a(1-\mathrm{e}^{-bt^c})$	

注：引自文献[13]。

表 4　基础模型的选取

Tab. 4　Selection of basic models

模型	基础模型	R^2	AIC	LL
单木叶量	Richards	0.277(0.019)	472.515(12.935)	−232.257(6.467)
	Logistic	0.284(0.019)	471.764(12.883)	−231.882(6.441)
	Gompertz	0.279(0.019)	472.289(12.933)	−232.144(6.467)
	Mitscherrlich	0.252(0.021)	473.489(13.035)	−232.744(6.517)
	Korf	0.271(0.020)	473.176(12.986)	−232.588(6.493)
	修正Weibull	0.282(0.019)	472.012(12.868)	−232.006(6.434)
林分蓄积	Richards	0.839(0.017)	303.723(6.344)	−147.862(3.172)
	Logistic	0.819(0.020)	306.866(6.311)	−149.431(3.156)
	Gompertz	0.834(0.017)	304.424(6.325)	−148.210(3.162)
	Mitscherrlich	0.840(0.015)	303.576(6.546)	−147.786(3.273)
	Korf	0.844(0.016)	302.738(6.431)	−147.367(3.216)
	修正Weibull	0.834(0.017)	304.480(6.342)	−148.240(3.171)
林分密度	Logistic	0.819(0.012)	364.662(9.412)	−178.329(4.706)

注：括号内是十折交叉验证的标准差。AIC为赤池信息准则值，LL为对数似然值。下同。

表 5　基于哑变量的单木叶量模型拟合结果

Tab. 5　Fitting results of single tree leaf mass model based on dummy variables

哑变量模型	最优基础模型	参数	R^2	AIC	LL
单木叶量	Logistic	a	0.663(0.022)	415.251(14.965)	−201.624(7.483)
		b、c	0.650(0.022)	418.366(14.832)	−203.183(7.416)
		a、c	0.645(0.022)	419.340(14.584)	−203.668(7.292)
		c	0.642(0.022)	420.138(14.456)	−204.067(7.228)
		a、c	0.607(0.022)	441.941(13.776)	−207.819(6.888)
		a、b	0.604(0.021)	428.167(13.745)	−208.082(6.872)
		b	0.588(0.025)	431.288(13.780)	−209.644(6.900)
		a、b	0.569(0.029)	434.908(14.009)	−211.454(7.004)
		b、c	0.553(0.026)	437.940(13.485)	−212.968(0.742)

差问题。因此引入指数函数、幂函数、常数加幂函数消除异方差。其中，采用幂函数作为异方差结构（LRT=153.726、$P < 0.000\ 1$）的单木叶量模型有较好的拟合效果（表 6，图 2b），其 R^2、AIC、LL 值分别为 0.642 ± 0.023、279.901 ± 6.484、−132.950 ± 3.242。结合拟合和检验的结果（表 7），最终确定在参数 a 上添加哑变量并以幂函数作为异方差结构的 Logistic 模型为最优的单木叶量模型，其模型形式如下。

$$\mathrm{LB}(t)=\frac{3.340+12.110X_1+5.494X_2}{(1+13.010\mathrm{e}^{-0.139t})}+\varepsilon \tag{5}$$

式中：LB(t)为 t 年的单木叶量；X_1，X_2 为哑变量。

2.1.2　林分密度模型

林分密度非线性拟合结果见表 4，R^2、AIC、LL 分别为 0.819、364.662、−178.329，其模型形式如下。

$$N(t)=\frac{1\ 741}{(1+0.114\ 2\mathrm{e}^{0.086\ 5t})} \tag{6}$$

式中：$N(t)$为 t 年的林分密度。

2.1.3　林分蓄积模型

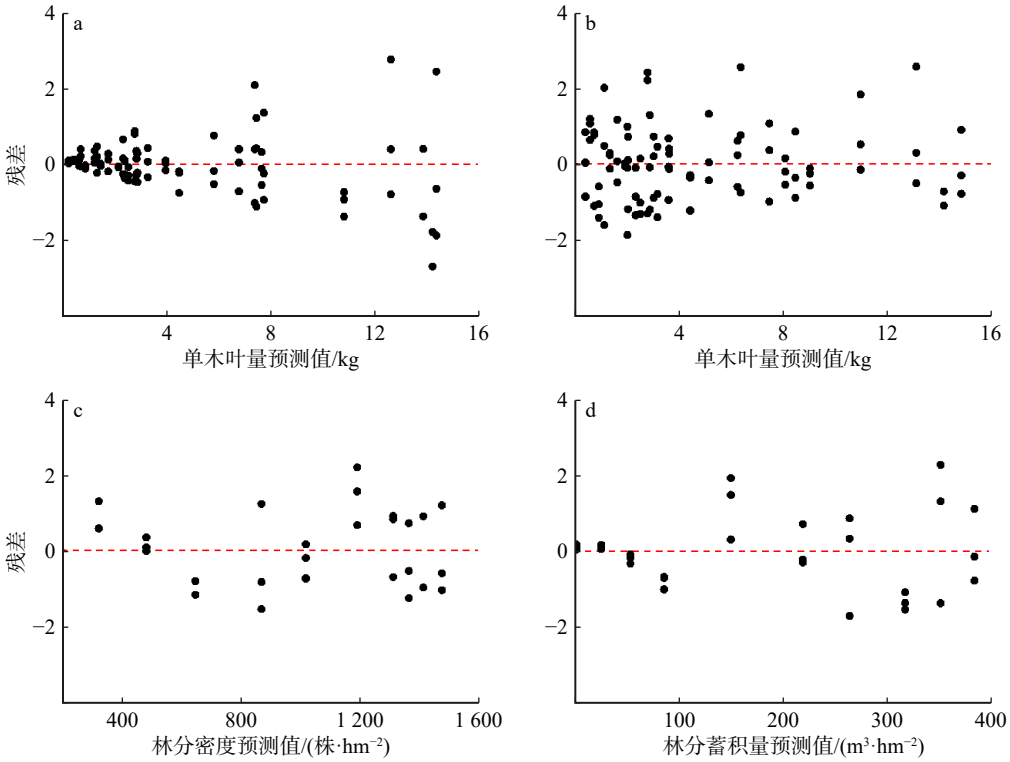
基于 6 种基础生长方程和全部拟合林分蓄积生长的结果见表 4。结果表明，Korf 生长方程（图 2d）表现出较好的拟合效果，其 R^2、AIC、LL 值分别为 0.844、302.738、−147.367，其模型形式如下。

$$V(t)=585.7\mathrm{e}^{-36.72t^{-1.191}} \tag{7}$$

式中：$V(t)$为 t 年的林分蓄积。

2.2　叶量动态变化规律

基于上述单木叶量、林分密度的最优模型来模拟其生长过程。从图 3a 不同等级树木单木叶量随林龄的变化趋势图可以看出，优势木的单木叶量随林



a、b 分别为单木叶量不考虑异方差、考虑异方差的残差，c 为林分密度标准残差，d 为林分蓄积量标准残差。

图 2 标准残差图

Fig. 2 Standard residual plots

表 6 哑变量加异方差模型拟合结果

Tab. 6 Dummy variable plus heteroscedasticity model fitting results

异方差	R^2	AIC	LL	LRT	P
指数函数	0.644(0.023)	299.591(8.046)	−142.795(4.042)	131.817	< 0.0001
幂函数	0.642(0.023)	279.901(6.484)	−132.950(3.242)	153.726	< 0.0001
常数加幂函数	0.642(0.023)	281.901(6.484)	−132.951(3.242)	153.726	< 0.0001

注：LRT为似然比检验。

表 7 模型检验

Tab. 7 Model tests

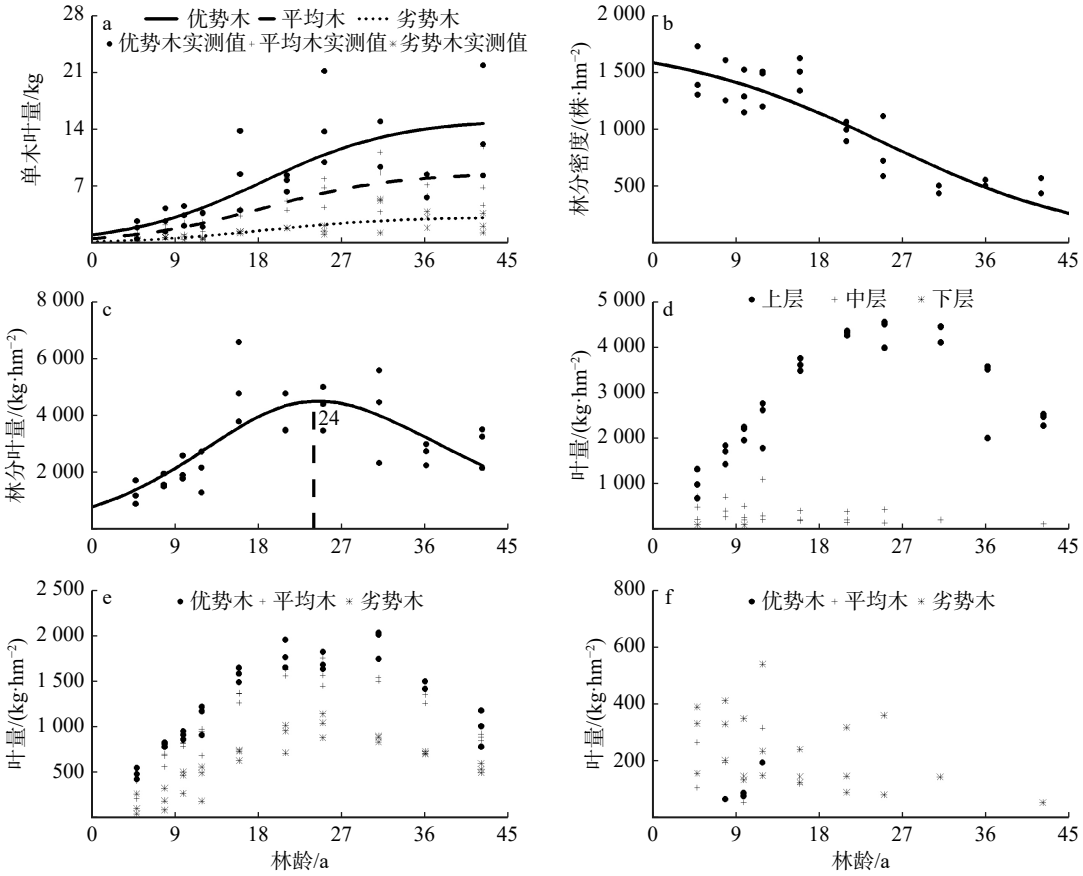
变量	模型	评价指标			
		R^2	rRMSE	RMSE	MAE
单木叶量/kg	基础模型	0.271(0.161)	0.791(0.211)	4.006(1.961)	2.721(1.054)
	哑变量	0.595(0.167)	0.579(0.178)	2.959(1.588)	1.879(0.865)
	哑变量加异方差	0.620(0.189)	0.554(0.188)	2.821(1.574)	1.756(0.758)
林分密度/(株·hm⁻²)	基础模型	0.708(0.191)	0.190(0.058)	187.975(42.833)	168.045(41.346)
林分蓄积/(m³·hm⁻²)	基础模型	0.703(0.242)	0.337(0.135)	59.681(21.069)	48.705(19.166)

注：R^2. 决定系数，无量纲；rRMSE. 相对均方根误差，无量纲；RMSE.均方根误差；MAE. 平均绝对值误差。

龄的增长整体呈现上升趋势，且显著高于平均木和劣势木；平均木的单木叶量居中；而劣势木的单木叶量最低，增长较为缓慢。从生态学角度来看，这种生长分异主要源于林木间的竞争排斥效应。优势木通过占据上层空间获得充足光照，从而维持较高的光合产物积累；而劣势木则因光照不足导致碳同化能力受限，表现出典型的被压木特征[20]。

林分密度随林龄增长呈下降的趋势（图 3b），林分叶量变化呈单峰趋势（图 3c），幼龄阶段迅速增长，在 24 a 时达到最高峰（4 473 kg/hm²）。达到峰值后，林分叶量迅速下降，随后下降幅度逐渐减小。

根据图 3d、e、f 分析，不同林层的叶量随林龄增



a 为不同等级单木叶量，b 为林分密度，c 为林分叶量，d 为上层、中层、下层林分叶量，e 为上层优势木、平均木、劣势木叶量分布，f 中层优势木、平均木、劣势木叶量分布，b、c 散点为实测值。

图 3　叶量、密度随林龄变化趋势

Fig. 3　Changing trend chart of leaf mass and density with stand age

长呈现明显的分层特征。上层林层以优势木、平均木为主，叶量最高且随林龄增长呈先增加后降低的趋势，表明其在光照和资源竞争中占据主导地位；中层林层以劣势木为主，在林木初期有少许优势木、平均木，随林龄增加而减少；下层则以劣势木为主，叶量最低且增长受限，主要受上层遮蔽影响，资源竞争能力较弱。林木的竞争等级与林层分布密切相关，优势木、平均木多集中于上层，劣势木多集中于中层、下层。

2.3　数量成熟龄与林分叶量高峰时间关系

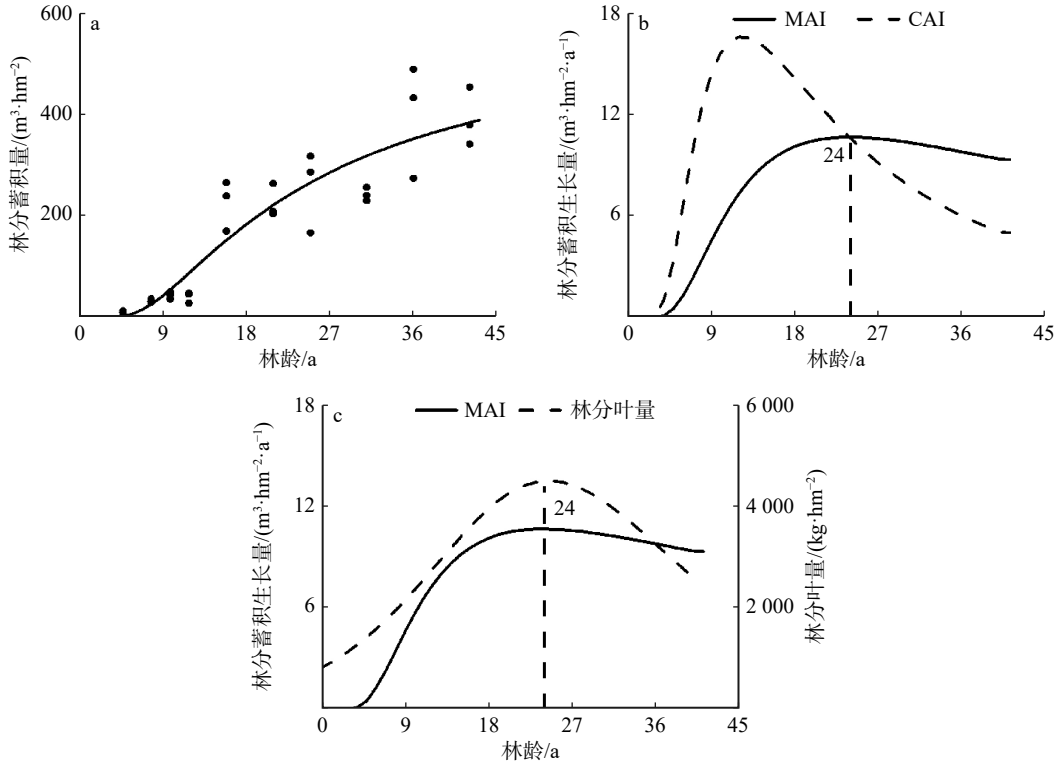
林分蓄积随林龄增长呈 S 型曲线(图 4a)。MAI 与 CAI 随林龄变化趋势图(图 4b)可以看出，幼龄阶段的 MAI 和 CAI 都随林龄增加而增加，CAI 增长速度较快，其值大于 MAI。MAI 达到最高峰时，MAI 与 CAI 相等，此林龄为数量成熟龄(24 a，MAI 峰值 10.60 $m^3/(hm^2 \cdot a)$)。MAI 达到高峰后，CAI 永远小于 MAI。

MAI 与林分叶量随林龄的变化趋势(图 4c)可以看出，二者呈现显著的正相关关系。在林木生长初期，由于林分叶量较少，光合作用能力有限，MAI 维持在较低水平；随着林龄增长，林分叶量快速积累，林木进入快速生长期，MAI 与林分叶量同步显著提升，并在 24 a 时同时达到峰值；进入成熟期后，MAI 趋于稳定并呈现缓慢下降趋势，而林分叶量则出现明显下降。

3　讨　　论

3.1　生长方程筛选

生长方程在不同树种中均表现出较好的拟合效果。在红松(*Pinus koraiensis*)树高生长研究中，Gompertz 生长方程因其渐进特性展现出最优的拟合优度[21]。Richards 生长方程在白扦(*Picea meyer*)、青扦(*Picea wilsonii*)、云杉(*Picea asperata*)和丽江云杉(*Picea likiangensis*)4 种树种的材积生长过程模拟中表现最佳[22]。针叶树种的胸径生长最适配 Mitscherlich 方程，而蓄积和生物量生长则以 Richards 方程拟合效果最优[23]。在中国亚热带地区，杉木(*Cunninghamia lanceolata*)生长的相关研究表明，其生长过程存在显著的地理变异效应，其中湖北地区单木叶面积动态符合 Logistic 生长方程，而林分蓄积生长则更契合 Korf 方程[24]。此外，研究证实，生长方程的数学形式对数量成熟龄的估算具有决定性影响[25]。本研究选取的 6 种经典生长方程，证实



MAI 为蓄积年平均生长量，CAI 为蓄积连年生长量。

图 4 林分蓄积量、叶量以及 MAI、CAI 随林龄变化趋势

Fig. 4 Changing trend chart of stand volume, leaf mass, MAI, and CAI with stand age

了单木叶量动态最优拟合方程为 Logistic 模型，而林分蓄积生长则以 Korf 方程拟合效果最佳。相关研究表明，不同生长方程在描述林木生长过程时表现出显著的差异性，这种差异性可能源于以下几个方面的因素：不同树种因其独特的生长节律和生理特性而表现出差异化的生长模式；单木水平与林分水平之间存在明显的尺度效应差异；立地环境因子也会对树木生长过程产生重要影响。

3.2 林分叶量动态变化

无论是叶量最大假说还是叶量恒定假说，均未能明确阐明冠层郁闭后林分叶量是保持稳定还是逐渐下降。Ogawa[26]首次验证了冠层郁闭后林分叶量恒定的假说，随后在 2012 年又基于固定样地观测数据建立了林分叶量随林龄变化的数学模型[27]。2017 年，该研究团队进一步通过理论推导，结合自疏定律、叶片质量与单株总质量的异速生长关系以及林分密度变化的 Logistic 函数，构建了林分叶量随林龄变化的动态模型[28]。研究结果表明，冠层郁闭后林分叶量恒定的可能性并不高，林分叶量在冠层郁闭后下降是合理的。2018 年，该团队对模型进行了修正，发现林分叶生物量达到峰值后单调递减。这种现象可能源于在冠层郁闭之前，有大面积的光照空间，林分叶量随着林龄的增加而增加。而林分郁闭后，林分叶量随林龄呈指数下降趋势[29]。

在林分发育的后期阶段，林分密度由于自然稀疏而减小，从而释放出部分生长空间。这使得保留木的树冠得以生长，增加单株叶量。因此，在林冠郁闭达到峰值后，尽管单位面积株数下降，但林分总叶量仍能维持相对稳定。然而，另一种趋势是随着养分竞争加剧[30]、树冠受损率上升[31−32]、林木死亡率持续增加[33]，林分叶量在达到峰值后逐渐下降。叶量的动态变化规律及其峰值特征受多种因素影响，例如树种特性、林龄结构、林分密度以及气候条件等。多数研究表明叶量与林分密度密切相关，如在对火炬松（*Pinus taeda*）的研究中发现种植密度影响叶片生物量[34]。Forrester 等[35]、屈彦成等[36]的研究表明叶量下降与林分密度密切相关。本研究发现林分叶量随林龄变化呈现典型的单峰曲线，证实了叶量最大假说。由于单木叶量与林分密度的乘积是林分叶量，当林分叶量达到峰值时，单木叶量仍在持续增加，说明林分密度可能是导致林分叶量下降的原因之一。

单木叶量在研究阶段始终保持增长态势，这一变化规律与众多学者对天然胡杨林（*Populus euphratica*）[37]、樟树（*Cinnamomum camphora*）[38]、木荷（*Schima superba*）[38]、枫香（*Liquidambar formosana*）[38]、杉木[39]、红松[40]等研究结果一致。

3.3 叶量高峰时间与数量成熟龄关系

数量成熟龄作为确定合理轮伐长度的主要依据，

在森林经营中起着非常重要的作用。当轮伐期短于数量成熟龄时(CAI 大于 MAI)，林地尚未达到其最大累积生产能力，此时进行采伐将造成土地生产潜力未能充分实现。相反，如果在数量成熟龄之后收获，则 CAI 小于 MAI，表明 MAI 已经下降，轮作前的平均产量下降。国内一些学者关于日本落叶松轮伐期的研究表明，从数量成熟龄、工艺成熟龄、经济成熟龄的角度来看，轮伐期一般在 15～35 a 之间[41−42]。本研究得到日本落叶松数量成熟龄在 24 a 的结论，与前人研究结果相符。

林分叶量的减少是导致林分生长下降的重要原因之一。当林分叶量降低时，冠层光能截获能力随之减弱，进而影响光合作用效率，最终抑制林分生产力[43]。这也导致林分叶量和林分蓄积之间存在很强的线性相关性[44−45]。在森林发育过程中，蓄积生长量与林分叶面积的动态变化趋势呈现高度一致性，且叶面积峰值通常略早于蓄积生长量达到最大值的时间[46]。关于杉木叶面积动态的研究揭示了地理变异的影响：在湖北地区，叶面积峰值出现时间与数量成熟龄基本同步，而在江西和湖南地区，叶面积峰值则比数量成熟龄提前约 1 年[36]。本研究表明日本落叶松人工林的林分叶量与 MAI 随林龄的变化趋势相似(图 4c)，林分叶量峰值时间与数量成熟龄吻合，这一结果与杉木人工林在湖北地区的表现一致。

4　结　　论

本研究基于 6 个生长方程分别构建了日本落叶松人工林的单木叶量、林分叶量、林分密度、林分蓄积动态模型。通过上述模型分析不同等级树木叶量、不同林层叶量以及林分叶量的动态变化规律，探讨叶量高峰时间与数量成熟龄关系。研究结果将为日本落叶松人工林的数量成熟龄划定和定量管理提供理论依据。

(1)建立的叶量预测模型可以很好地模拟叶量动态变化规律。在单木尺度上，不同等级树木(优势木、平均木、劣势木)的叶量均随林龄呈现增长趋势，但叶量积累过程存在显著差异，占据主导地位的优势木积累最多的叶量。在林分尺度上，叶量随林龄的变化则表现为明显的单峰变化趋势，在 24 a 时达到最高峰(4 473 kg/hm^2)，峰值后随林分自然稀疏过程而逐渐下降。

(2)不同林层的叶量随林龄增长呈现明显的分层特征。上层林层以优势木、平均木为主，叶量最高且随林龄增长呈先增加后降低的趋势；中层林层以劣势木为主，在林木初期有少许优势木和平均木，但随林龄增加而减少；下层则以劣势木为主，叶量最低且增长受限。

(3)林分叶量的动态变化规律与林分连年生长量(CAI)和年平均生长量(MAI)的变化趋势一致，但叶量峰值出现的时间晚于 CAI 峰值，与 MAI 峰值出现时间以及 CAI 和 MAI 交点一致，林分叶量达到峰值时间与数量成熟龄高度吻合。因此，林分叶量的峰值可以很好地表征林分达到数量成熟时间。随着遥感技术对于林分叶量和叶面积提取的逐渐成熟，未来可应用新型的无人机遥感技术提取叶量，替代传统的人工抽样伐取解析木的方法测定林分的数量成熟年龄，从而降低森林经营中的劳动力成本，提高经营效率。

参　考　文　献

[1] 马雪梅, 刘强, 张志东, 等. 塞罕坝机械林场华北落叶松冠层光合作用的空间异质性 [J]. 中南林业科技大学学报, 2023, 43(1): 113−122.
Ma X M, Liu Q, Zhang Z D, et al. Spatial heterogeneity of canopy photosynthesis of *Larix principis-rupprechtii* in Saihanba Mechanical Forest Farm[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2023, 43(1): 113−122.

[2] 王兴煜, 孟京辉, 任思远, 等. 北京东灵山暖温带落叶阔叶林群落生物多样性与地上生物量的关系 [J]. 生物多样性, 2024, 32(12): 86−99.
Wang X Y, Meng J H, Ren S Y, et al. Relationship between biodiversity and aboveground biomass in the warm temperate deciduous broad-leaved forest of Donglingshan, Beijing[J]. Biodiversity, 2024, 32(12): 86−99.

[3] Kira T, Shidei T. Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the western Pacific[J]. Japanese Journal of Ecology, 1967, 17(2): 70−87.

[4] Odum E P. The strategy of ecosystem development: an understanding of ecological succession provides a basis for resolving man's conflict with nature[J]. Science, 1969, 164: 262−270.

[5] Bartelink H H. Allometric relationships for biomass and leaf area of beech (*Fagus sylvatica* L.)[J]. Annales des Sciences Forestières, 1997, 54(1): 39−50.

[6] Saint-Andre L, Mbou A, 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(1−3): 199−214.

[7] Wutzler T, Wirth C, Schumacher J. Generic biomass functions for common beech (*Fagus sylvatica*) in Central Europe: predictions and components of uncertainty[J]. Canadian Journal of Forest Research, 2008, 38(6): 1661−1675.

[8] Genet A, Wernsdörfer H, Jonard M, et al. Ontogeny partly explains the apparent heterogeneity of published biomass equations for fagus sylvatica in Central Europe[J]. Forest Ecology and Management, 2010, 261(7): 1188−1202.

[9] 王意, 董灵波, 史景宁. 竞争对兴安落叶松天然林单木生物量模型预估精度的影响 [J]. 应用生态学报, 2024, 35(6): 1474−1482.
Wang Y, Dong L B, Shi J N. Effects of competition on the prediction accuracy of individual tree biomass model for natural *Larix gmeliinii* forests[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2024, 35(6): 1474−1482.

[10] 屈彦成, 江怡航, 姜彦妍, 等. 基于胸高处边材面积、胸径和冠基部直径的杉木单木叶生物量预测模型 [J]. 林业科学, 2023, 59(7): 106−114.
Qu Y C, Jiang Y H, Jiang Y Y, et al. A model for predicting the leaf biomass of fir trees based on sapwood area at breast height, diameter at breast height and diameter at crown base[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2023, 59(7): 106−114.

[11] 潘磊, 王铁夫, 孙钊, 等. 基于管道模型理论的长白落叶松叶生物量与径向生长关系研究 [J]. 林业科学研究, 2022, 35(2): 118−128.
Pan L, Wang Y F, Sun Z, et al. Relationship between leaf biomass and radial growth of *Larix olgensis* based on pipeline modelling theory[J]. Forest Research, 2022, 35(2): 118−128.

[12] 常建国. 油松树干横截面面积年增长量的垂直分布及与材积年增长量和叶量的关系 [J]. 林业科学, 2019, 55(6): 55−64.
Chang J G. Longitudinal distribution of annual stem cross-section area increment of *Pinus tabuliformis* and its relationships with annual volume increment and leaf biomass[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2019, 55(6): 55−64.

[13] 李凤日. 测树学 [M]. 北京: 中国林业出版社, 2019.
Li F R. Arboriculture[M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 2019.

[14] 王溢琨, 贾炜玮, 陈东升, 等. 不同气候区日本落叶松通用削度方程构建 [J]. 应用生态学报, 2025, 36(1): 86−94.
Wang Y K, Jia W W, Chen D S, et al. Construction of universal taper equation of *Larix kaempferi* in different climatic regions[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2025, 36(1): 86−94.

[15] 倪铭岐, 高慧淋, 刘家腾, 等. 辽东山区日本落叶松一级枝条数量及密度预估模型 [J]. 应用生态学报, 2024, 35(8): 2082−2090.
Ni M Q, Gao H L, Liu J T, et al. Prediction model for the quantity and density of first-order branches of *Larix kaempfei* in easten area of Liaoning Province, China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2024, 35(8): 2082−2090.

[16] 孙拥康, 汤景明, 冯骏, 等. 鄂西山区日本落叶松人工林二元材积表研制 [J]. 林业与环境科学, 2018, 34(2): 47−51.
Sun Y K, Tang J M, Feng J, et al. Development of a binary volume table for *Larix kaempferi* plantations in mountainous areas of western Hubei[J]. Forestry and Environmental Science, 2018, 34(2): 47−51.

[17] 鲁姝月, 张小梅, 罗可馨, 等. 不同立地类型的柏木人工林空间结构分析 [J]. 森林与环境学报, 2024, 44(4): 511−520.
Lu S Y, Zhang X M, Luo K X, et al. Spatial structure analysis of *Cupressus funebris* plantations of different site types[J]. Journal of Forest and Environment, 2024, 44(4): 511−520.

[18] Shinozaki K. Logistic theory of plant growth[D]. Kyoto: Kyoto University, 1961.

[19] Pinheiro J C, Bates D M. Mixed-effects models in S and S-PLUS[D]. New York: Springer, 2000.

[20] Jucker T, Fabian J F, Chave J, et al. Tallo: a global tree allometry and crown architecture database[J]. Global Change Biology, 2022, 28(17): 5254−5268.

[21] 范迎新, 贾炜玮, 李凤日, 等.帽儿山不同种源人工红松的生长差异性 [J]. 应用生态学报, 2024, 35(7): 1735−1743.
Fan Y X, Jia W W, Li F R, et al. Growth difference of planted *Pinus koraiensis* from different provenances in Maoer Mountain, China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2024, 35(7): 1735−1743.

[22] 聂稳, 江泽平, 刘逸夫, 等. 云杉属 4 个树种不同分布区生长过程及树皮厚度模拟研究 [J]. 西北林学院学报, 2022, 37(5): 95−103.
Nie W, Jiang Z P, Liu Y F, et al. A simulation study on the growth process and bark thickness of 4 tree species of *Picea* in different distribution areas[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2022, 37(5): 95−103.

[23] 黄金金, 刘晓彤, 张逸如, 等. 广东省针叶树种蓄积量和生物量生长模型研究 [J]. 林业科学研究, 2022, 35(3): 93−102.
Huang J J, Liu X T, Zhang Y R, et al. Growth models of stand volume and biomass of coniferous species in Guangdong Province[J]. Forest Research, 2022, 35(3): 93−102.

[24] Qu Y C, Yi H J, Han Y C H, et al. Does the peak time of stand leaf area equal the biological maturity age of forests?[J]. Forest Ecology and Management, 2023, 538: 120988.

[25] 刘林, 孙洪刚, 王宇华, 等. 基于试验数据的人工用材林最优轮伐期确定的研究进展 [J]. 林业科学研究, 2024, 37(2): 201−210.
Liu L, Sun H G, Wang Y H, et al. Research progress in the optimal rotation of forest plantations based on experimental data[J]. Forestry Research, 2024, 37(2): 201−210.

[26] Ogawa K. The leaf mass/number trade‐off of Kleiman and Aarssen implies constancy of leaf biomass, its density and carbon uptake in forest stands: scaling up from shoot to stand level[J]. Journal of Ecology, 2004, 96(1): 188−191.

[27] Ogawa K. Mathematical analysis of age-related changes in leaf biomass in forest stands[J]. Canadian Journal of Forest Research, 2012, 42(2): 356−363.

[28] Ogawa K. Modeling age-related leaf biomass changes in forest stands under the assumptions of the self-thinning law[J]. Trees, 2017, 31: 165−172.

[29] Ogawa K. Mathematical consideration of the age-related decline in leaf biomass in forest stands under the self-thinning law[J]. Ecological Modelling, 2018, 372: 64−69.

[30] Schulze E D, Schulze W, Koch H, et al. Aboveground biomass and nitrogen nutrition in a chronosequence of pristine Dahurian *Larix* stands in eastern Siberia[J]. Canadian Journal of Forest Research, 1995, 25(6): 943−960.

[31] Putz F E, Parker G G, Archibald R M. Mechanical abrasion and intercrown spacing[J]. American Midland Naturalist, 1984, 112(1): 24.

[32] Long J N, Smith F W. Volume increment in *Pinus contorta* var.

latifolia: the influence of stand development and crown dynamics[J]. Forest Ecology and Management, 1992, 53(1−4): 53−64.

[33] Ryan M G, Binkley D, Fownes J H. Age-related decline in forest productivity: pattern and process[J]. Advances in Ecological Research, 1997, 27: 213−262.

[34] Zhao D, Bullock B P, Montes C R, et al. Long-term dynamics of loblolly pine crown structure and aboveground net primary production as affected by site quality, planting density and cultural intensity[J]. Forest Ecology and Management, 2020, 472: 118259.

[35] Forrester D I, Tachauer I H H, Annighoefer P. Generalized biomass and leaf area allometric equations for European tree species incorporating stand structure, tree age and climate[J]. Forest Ecology and Management, 2017, 396: 160−175.

[36] 屈彦成, 江怡航, 陈涵玥, 等. 杉木人工林林分叶面积动态变化规律 [J]. 生态学报, 2024, 44(13): 5609−5620.
Qu Y C, Jiang Y H, Chen H Y, et al. Dynamic change of stand leaf area for Chinese fir plantation[J]. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(13): 5609−5620.

[37] 王新英, 史军辉, 刘茂秀. 塔里木河流域不同林龄天然胡杨林生物量及养分积累特征 [J]. 西北林学院学报, 2018, 33(3): 45−51.
Wang X Y, Shi J H, Liu M X. Nutrient accumulation and biomass characteristics of different-aged natural forests of *Populus euphratica* in the Tarim River Basin[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2018, 33(3): 45−51.

[38] 薛春泉, 徐期瑚, 林丽平, 等. 广东主要乡土阔叶树种单木生物量生长模型 [J]. 华南农业大学学报, 2019, 40(2): 65−75.
Xue C Q, Xu Q H, Lin L P, et al. Biomass growth models for individual tree of main indigenous broadleaf tree species in Guangdong Province[J]. Journal of South China Agricultural University, 2019, 40(2): 65−75.

[39] 杜超群, 袁慧, 林虎, 等. 湖北杉木人工林生物量及其可变密度预估模型研究 [J]. 西南林业大学学报 (自然科学), 2024, 44(3): 138−147.
Du C Q, Yuan H, Lin H, et al. Biomass and variable density prediction model of *Cunninghamia lanceolata* plantation in Hubei Province[J]. Journal of Southwest Forestry University (Natural Sciences), 2024, 44(3): 138−147.

[40] 李旭华, 于大炮, 代力民, 等. 长白山阔叶红松林生产力随林分发育的变化 [J]. 应用生态学报, 2020, 31(3): 706−716.
Li X H, Yu D P, Dai L M, et al. Changes of productivity with stand development in broadleaf-Korean pine forest in Changbai Mountain, China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2020, 31(3): 706−716.

[41] 段丰沛, 李春兰, 王鹏, 等. 小陇山林区日本落叶松人工林采伐年龄的确定 [J]. 西北林学院学报, 2017, 32(6): 60−66.
Duan F P, Li C L, Wang P, et al. Establishment of the optimal harvest time of *Larix kaempferi* plantation in Xiaolongshan Forest Area[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2017, 32(6): 60−66.

[42] 李子敬, 张守攻, 孙晓梅, 等. 用实物期权法确定日本落叶松纸浆林的最优轮伐期 [J]. 林业科学, 2012, 48(5): 61−66.
Li Z J, Zhang S Z, Sun X M, et al. Optimal rotation age of *Larix kaempferi* pulpwood plantation by real options approach[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2012, 48(5): 61−66.

[43] Berrill J P, O'Hara K L. Patterns of leaf area and growing space efficiency in young even-aged and multiaged coast redwood stands[J]. Canadian Journal of Forest Research, 2007, 37(3): 617−626.

[44] 闫明准, 刘兆刚. 樟子松人工林单木叶量垂直分布规律 [J]. 东北林业大学学报, 2009, 37(7): 16−19.
Yan M Z, Liu Z G. Foliage vertical distribution of Mongolian pine plantations[J]. Journal of Northeast Forestry University, 2009, 37(7): 16−19.

[45] 胡靖扬, 贾宝军, 林宽, 等. 辽东山区长白落叶松枝叶生物量模型建立与评估 [J]. 西南林业大学学报, 2016, 36(5): 52−57.
Hu J Y, Jia B J, Lin K, et al. Establishment and evaluation of biomass models of branchesand leaves for *Larix olgensis* plantation in montane region of eastern Liaoning Province[J]. Journal of Southwest Forestry University, 2016, 36(5): 52−57.

[46] Coker G W R. Leaf area index in closed canopies: an indicator of site quality[D]. Christchurch: University of Canterbury, 2006.

（责任编辑　孟　瑶
责任编委　张会儒）