

研究報告

不同相對關係式推估針葉樹及竹類地上部生物量之比較

孫正華¹ 顏添明² 李久先³

【摘要】本研究旨在以相對關係式 (allometric equation) 探討杉木(*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook.)、紅檜 (*Chamaecyparis formosensis* Matsum.)、柳杉 (*Cryptomeria japonica* D. Don) 及桂竹 (*Phyllostachys makinoi* Hayata.) 之胸高直徑與生物量的關係。研究區域位於台灣中部地區，此4種類林木(竹) 分別取樣自4個不同林分，本研究採用四種相對關係式模擬之，分別為一般相對關係式、WBE相對關係式 (I)、WBE相對關係式 (II) 及Ruark相對關係式。採用殘差均方根 (RMSE) 來比較模式間的模擬效果，結果顯示一般相對關係式及Ruark相對關係式的模擬效果較佳，而WBE (I) 模式雖具有理論架構，但在4種植物的應用上仍不盡理想。

【關鍵詞】相對關係式、杉木、紅檜、柳杉、桂竹

Research paper

Comparisons of Different Allometric Equations for Predicting the Aboveground Biomass of Conifer and Bamboo Forests

Cheng-Hua Sun¹ Tian-Ming Yen² Joou-Shian Lee³

【Abstract】The purpose of this study was to examine the relationships between biomass and diameter at breast height (DBH) for four species, i.e., China fir (*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook.), Taiwan red cypress (*Chamaecyparis formosensis* Matsum.), Japanese cedar (*Cryptomeria japonica* D. Don), Makino bamboo (*Phyllostachys makinoi* Hayata.), by the allometric equations. The study area was located in central Taiwan and these four species were conducted from four different stands. Four allometric models, that is, the general allometric equation, the WBE (I), the WBE (II) and the Ruark allometric equations, were used to simulate the 4 species, respectively. The root mean square error (RMSE) was used to compare the simulated effects among different models. The results showed that the general allometric equation and the Ruark allometric equation had well simulated effects while the WBE (I) model was not suitable for using in the 4 species of this study.

1. 國立中興大學森林學系博士學生

PH. D student, Department of Forestry, NCHU.

2. 國立中興大學森林學系副教授，通訊作者

Associate Professor, Department of Forestry, NCHU, Corresponding author. E-mail: tmyen@nchu.edu.tw

3. 台灣首府大學教授

Professor, Taiwan Shoufu University.

【Key words】 allometric equation, China fir (*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook.), Taiwan red cypress (*Chamaecyparis formosensis* Matsum.), Japanese cedar (*Cryptomeria japonica* D. Don), Makino bamboo (*Phyllostachys makinoi* Hayata.).

一、前言

生物量 (biomass) 為森林生態系之乾物質 (dry matter) 隨時間的累積量，其為森林生產力的重要指標且與材積收穫量有密切的相關性 (王子定等, 1976; 1984; Parresol, 1999)。近年來著重森林之碳貯存功能，而推估碳貯存量較為準確之方式係採用生物量內之碳含量百分比 (percent carbon content, PCC) 來計算，即以生物量 \times PCC 計算林木碳貯存量，因此生物量不但是森林生態系的重要指標，也是計算森林碳貯存量的基礎 (Parresol, 1999; Yen *et al.*, 2009)。

一般探討林分生物量大多調查林分胸高直徑 (diameter at breast height, DBH) 後，以分層選取樣木，採破壞性取樣伐除樣木，計算其生物量，再推導 DBH 與生物量之關係式，以推估全林之生物量 (王子定等, 1976; 1984; Parresol, 1999; Yen *et al.*, 2009)。上述 DBH 與生物量之關係式如非以直線關係式推估，稱為異率關係式或相對關係式 (allometric equation)，此類模式強調 DBH 與生物量是一種曲線的關係，且很多為經驗模式 (empirical model)，在實際的應用上，可能會受樹種特性、林分密度及環境因子所限制，因而無法擴展使用於大區域的範圍或整體植物社會。

Kittredge 為最早將相對關係式的理論應用到森林生物量的推估上 (Kittredge, 1944)，其後隨著國際上大型森林資源調查的展開及國際生物學計畫 (International Biological Program, IBP) 的推動，應用相對關係進行生物量推估的研究日益增多 (e.g., Chambers, 2001; Ketterings *et al.*, 2001; Pilli *et al.*, 2006; Zianis and Mencuccini, 2004; Zianis, 2008)，其最通用的數學式為 $Y = a \times DBH^b$ (式中 Y 為生物量; DBH 為胸徑; a、b 為模式之參數)，透過 a 與 b 參數

來探討 DBH 與生物量二者的關連性，此外經由不同樹種或區域的比較有助於了解此二參數在族群間之差異性 (Werner and Murphy, 2001; Arevalo *et al.*, 2005)。

West *et al.* (1997) 根據一種類似碎形結構的資源分配網路模型 (fractal-like resource distribution networks)，發展出 WBE 模型 (該模型係以發表者 West、Brown 及 Enquist 來命名)。WBE 模式係將相對關係式一般化 (generalization)，並以「質量守恆」定律及生物體新陳代謝率 (metabolic rate) 理論為基礎，發展出一個適用於維管束植物界的相對關係式 (West *et al.*, 1997)。

本研究的目的是在探討 WBE 理論模式及其他一些重要之相對關係式推估紅檜 (*Chamaecyparis formosensis* Matsum.)、柳杉 (*Cryptomeria japonica* D. Don.)、杉木 (*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook.) 及桂竹 (*Phyllostachys makinoi* Hayata.) 之適用性，這些樹 (竹) 種在台灣的人工造林上皆佔有很大的面積，且都具有經濟上的價值，本研究所得之結果將可作為台灣人工造林生物量推估之參考。

二、研究材料與方法

(一) 研究材料

本研究區域位於台灣中部地區，分屬 4 個不同的區域，包括杉木、紅檜、柳杉及桂竹，茲就樹 (竹) 種特性其區域分述如下：(1) 杉木為台灣中低海拔主要造林樹種，本研究之杉木樣區位於八仙山事業區第 111 林班 (24°13'N, 120°55'E)，海拔 840-1,500 m 間，平均氣溫 22.6°C，年降雨量 2580 mm 林分栽植於 1952 年，原栽植面積為 3.14 ha，於 2002 年取樣調查時株數為 364 株 ha^{-1} ，共伐取樣木 16 株

(顏添明等, 2004; 顏添明、黃凱洛, 2006)。(2) 紅檜主要分布台灣中高海拔, 本研究之紅檜人工林樣區位於大安溪事業區第121及123林班 (24°15'N, 120°57'E), 海拔1,500-2,500 m間, 平均氣溫18.0°C, 年降雨量2600 mm, 林分於1975年栽植, 原栽植面積為22.53 ha, 於2004年取樣調查, 栽植密度為1,371株ha⁻¹, 共伐取樣木20株 (Yen *et al.*, 2008; 2009)。(3) 柳杉為台灣中海拔重要的造林樹種, 柳杉人工林樣區位於巒大事業區第74林班 (23°42'N, 120°54'E), 海拔平均1,500 m間, 平均氣溫19.2 °C, 年降雨量2404 mm於1971年栽植, 原栽植面積為12 ha, 於2004年取樣調查, 栽

植密度為1,640株ha⁻¹, 共伐取樣木20株 (Yen *et al.*, 2008; 2009)。(4) 桂竹為台灣固有種, 屬於地下莖單桿散生型竹類, 研究區域位於南投縣竹山地區之私有林 (23°45'N, 120°45'E), 海拔468-507 m間, 平均氣溫19.2°C, 年降雨量2404.6 mm, 於2007年取樣調查, 林分密度為21,175 株 ha⁻¹, 共伐取樣竹20株 (紀怡嘉, 2008; Yen *et al.*, 2010)。

有關本研究區域之相關生長收穫模式大都已建立完成 (顏添明等, 2004; 2006; Yen *et al.*, 2010), 而本研究樣木 (竹) 之DBH範圍如表1所示。

表1. 樣木 (竹) 胸高直徑 (DBH) 範圍

Table 1. The range of DBH for samples of different species

樣區	樹種	DBH範圍 (cm)	樣木數	資料來源
1	杉木	18.00~42.00	16	顏添明等 (2004)、顏添明、黃凱洛 (2006)
2	紅檜	10.00~35.00	20	Yen <i>et al.</i> (2008; 2009)
3	柳杉	10.00~35.00	20	Yen <i>et al.</i> (2008; 2009)
4	桂竹	2.30~6.20	20	紀怡嘉 (2008)、Yen <i>et al.</i> (2010)

(二) 研究方法

1. 研究所採用之模式

本研究主要採用之模式可分為四類, 茲分述如下:

(1) 一般相對關係式

最簡單之相對關係式如 (1) 式所示:

$$Y = a \times DBH^b \dots\dots\dots (1)$$

(1) 式中Y 為地上部之生物量; DBH為胸高直徑; a和b為模式參數。

有關本研究所探討之一般相對關係式, 以上各區域之樣本均已求得, 即採用非線性迴歸估推其a、b參數, 並發表於相關之研究報告 (顏添明等, 2004; 紀怡嘉, 2008; Yen *et al.*, 2009; 2010)。

(2) WBE理論模式 (I)

本模式的基本型態如 (1), 經 West *et al.*

(1997; 1999) 以生物新陳代謝率、碎形幾何等理論建構的理論模式, 發現植物呈現一種共通的相對生長關係, 推導出b參數維持恆定為8/3 (2.67) (West *et al.*, 1999), 而a參數約為0.10 (Chambers *et al.*, 2001; Ketterings *et al.*, 2001), 由於此模式的a、b參數皆為固定值, 所以直接採用該值探討其和觀測值之間的差異性。

(3) WBE理論模式 (II)

本模式的基本型態亦和 (1) 相同, 此外有些研究認為WBE理論模式之b參數(2.67) 雖為固定, 但a參數仍可能因林分密度的不同而有所差異 (Enquist *et al.*, 1998、1999; Zianis and Mencuccini, 2004; Pilli *et al.*, 2006), 因此a參數仍需加以計算, 為區別其和WBE理論模式 (I) 的差別, 本研究以WBE理論模式 (II) 表示

之。

(4) Ruark相對關係式

Ruark *et al* (1987) 曾提出一種相對關係式如 (2) 式所示。

$$Y = a \times DBH^b \exp^{c \times DBH} \dots\dots\dots (2)$$

(2) 式中Y為地上部之生物量；DBH為胸高直徑；a、b和c為模式參數。

有關上列模式茲將其整理如表2所示。

表2. 本研究所應用之不同相對關係式

Table 2. The different allometric models in our study.

模式名稱	模式型態	參考文獻
一般相對關係式	$Y = a \times DBH^b$	Zianis and Mencuccini (2004)
WBE理論模式 (I)	$Y = 0.10 \times DBH^{2.67}$	West <i>et al.</i> (1997 ; 1999) 、Chambers <i>et al.</i> (2001) 、Ketterings <i>et al.</i> (2001)
WBE理論模式 (II)	$Y = a \times DBH^{2.67}$	West <i>et al.</i> (1997 ; 1999)
Ruark相對關係式	$Y = a \times DBH^b \exp^{c \times DBH}$	Ruark <i>et al.</i> (1987)

2. 模式參數求解

對於各資料組以SPSS統計軟體Advanced Statistics Release 12.0之非線性模組求解模式之參數，其中一般相對關係式〔(1) 式〕，因各樹(竹種)種之參數均已求得，因此採用所發表報告(顏添明等，2004；紀怡嘉，2008；Yen *et al.*, 2009；2010)之參數為基礎，直接進行分析。WBE理論模式 (I) 其數值為固定，而WBE理論模式 (II) 則將b參數固定後再行求算a參數。Ruark相對關係式則以非線性模式求解其a、b、c參數。

3. 模擬效果之比較

本研究主要在於探討不同相對關係推估模式模擬效果之良窳，而所採用不同模式模擬所得之殘差均方根 (the root mean squared error; RMSE) 為比較之基礎，其計算公式如 (3) 式所示。

$$RMSE = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (Y_i - \hat{Y})^2}{n - p}} \dots\dots\dots (3)$$

(3) 式中Y_i 為實測值； \hat{Y} 為理論值；n為實測值數目；p 為模式之參數數目(Draper and Smith, 1981)。

本研究以RMSE為基礎，分別以4種模式

模擬各種植物，並計算其RMSE，由其值之大小判斷模擬之良窳，其值小者表示模擬效果較佳；反之，其值大者則表示模擬效果較差。此外，並繪圖說明理論值和觀測值的差異情形。

三、結果

(一) 樣本地上部生物量之分布

本研究所選取之樣本，係先對全林分進行每木調查後，將胸高直徑區分為不同直徑階級，再以分層取樣的概念在不同的直徑階分別選取樣木3株以上，其中杉木共選取16株，紅檜、柳杉及桂竹則各選取20株。樣木在伐採後依分層割取法 (stratified clip technique) 測計各1m層之幹、枝及葉之鮮重。再攜回實驗室烘至絕乾後秤其乾重，即達絕乾重後繼續烘乾後重量不再降低 (約2-3週的時間)，並以乾／鮮比例換算各部位之乾重，而地上部生物量則為其幹 (稈)、枝及葉之乾重總和 (顏添明等，2004、紀怡嘉，2008、Yen *et al.*, 2009；2010)。有關本研究杉木、紅檜、柳杉及桂竹地上部生物量分布如表3所示。

(二) 模式參數求解

研究所採用一般相對關係式、WBE理論模式 (I)、WBE理論模式 (II) 及Ruark相對關係式四種模式 (表2) 進行模擬，並將所得之結

果計算理論值與實測值之差異情形，以RMSE 4所示。
表示之，有關模式參數及RMSE求算結果如表

表3. 本研究杉木、紅檜、柳杉及桂竹地上部生物量

Table 3. The aboveground biomass of samples for China fir, Taiwan red cypress, Japanese cedar and makino bamboo, respectively

樹種	樣本數	平均值 (kg)	標準差	最大值	最小值	林分株數 (stem ha ⁻¹)
杉木	16	323.44	282.64	775.98	24.92	364
紅檜	20	158.18	105.51	360.20	30.62	1371
柳杉	20	139.24	84.58	319.94	27.31	1640
桂竹	20	3.55	2.07	7.76	0.95	21175

註：資料來源：顏添明等 (2004)；紀怡嘉 (2008)；Yen *et al.* (2009；2010)

表4. 不同模式之參數與RMSE值求算

Table 4. Computed of parameter and RMSE value from different allometric equations

模 式	樹種	a參數	b參數	c參數	RMSE ³⁾
一般相對關係式 ¹⁾	杉木	0.0681	2.2521	—	234.95
	紅檜	0.0848	2.1654	—	106.38
	柳杉	0.1565	1.9427	—	90.60
	桂竹	0.1560	2.1180	—	0.72
WBE理論模式 (I) ²⁾	杉木	0.1000	2.6700	—	1121.09
	紅檜	0.1000	2.6700	—	411.55
	柳杉	0.1000	2.6700	—	435.82
	桂竹	0.1000	2.6700	—	2.56
WBE理論模式 (II)	杉木	0.0285	2.6700	—	77.34
	紅檜	0.0323	2.6700	—	34.47
	柳杉	0.0277	2.6700	—	37.34
	桂竹	0.0671	2.6700	—	1.66
Ruark相對關係式	杉木	0.0280	2.9065	-0.0200	64.30
	紅檜	0.0264	3.036	-0.0352	30.03
	柳杉	0.8736	1.4751	0.0193	30.63
	桂竹	0.1340	3.5433	-0.4086	1.44

¹⁾ 一般相對關係式顏添明等 (2004)、紀怡嘉 (2008)、Yen *et al.* (2009；2010) 之文獻已求得

²⁾ WBE理論模式 (I) 其數值為固定a參數為0.10、而b參數為2.67 (West *et al.*, 1997、1999；Chambers *et al.*, 2001；Ketterings *et al.*, 2001)

³⁾ RMSE 為殘差均方

本研究以殘差均方RMSE值評估不同模式模擬杉木、紅檜、柳杉及桂竹地上部生物量之誤差，由表4可知，杉木、紅檜及柳杉之地上部生物量以Ruark相對生長式模擬之RMSE值最小，誤差在30.03~64.30 kg之間；而桂竹則以一般相對生長式模擬效果最佳，誤差在0.72 kg內。反之WBE理論模式 (I) 模擬地上部生物量之RMSE值最大，誤差可高達1121.09 kg，但透過a參數修正之WBE理論模式 (II)，則可將誤差降低至77.34 kg，低於一般相對生長式模擬結果。

(三) 不同相對關係式模擬效果比較

有關觀測值和各模式模擬所得之理論值以

圖1表示之。

而由圖1可得知WBE理論模式 (I) 明顯高估杉木、紅檜及柳杉地上部生物量，而桂竹部分模擬結果不似針葉樹種有高估情形，且誤差幅度較小；由表4可知以WBE理論模式 (I) 模擬杉木、紅檜及柳杉之RMSE值高達411.55~1121.09，桂竹則較小僅為2.56，顯示以WBE理論模式 (I) 模擬地上部生物量結果仍有很大的差異量；然而經過a值重新求算之WBE理論模式 (II)，其對各樹種之地上部生物量模擬之誤差有明顯降低，杉木、紅檜及柳杉差異降為34.47~77.34，而桂竹甚至降至1.66。WBE理論模式 (II) 與一般相對生長式及Ruark

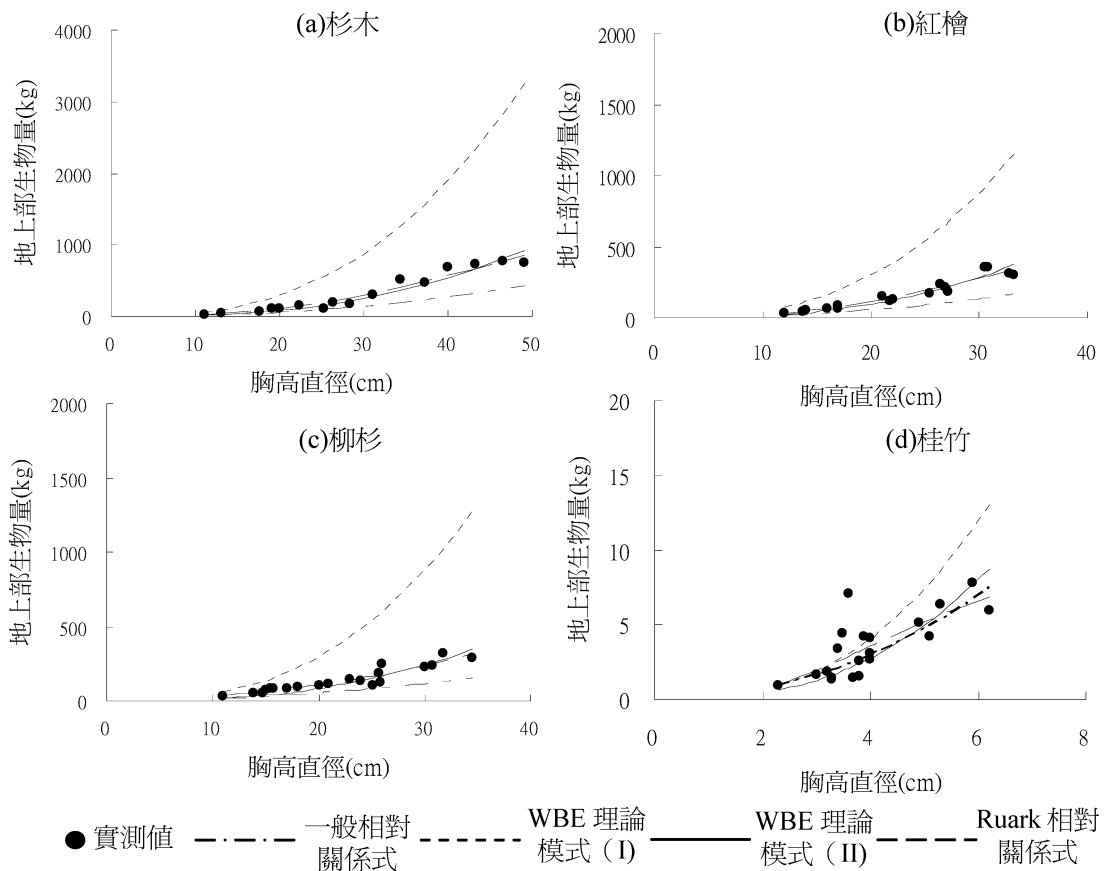


圖1. 地上部生物量與胸高直徑之實測值與理論值關係圖

Fig. 1. Relation between aboveground biomass and diameter at breast height distributed in Actual and Predicted values

相對生長式模擬之RMSE值相差在0.22~13.04之間，已大幅降低誤差，與一般相對生長式及Ruark相對生長式相近似，顯示經過修正a值之WBE理論模式 (II) 提升了WBE理論模式之適用性。

四、討論

本研究探討WBE理論模式 (模式I及II) 及經驗模式 (一般相對生長式、Ruark相對生長式) 推估杉木、紅檜、柳杉及桂竹之適用性，並以RMSE值評估不同模式模擬效果，結果顯示經驗模式模擬的效果較佳，但在實際的應用上，經驗模式受樹種特性、林分密度及環境因子所限制，即無法廣泛應用於大範圍的林木生物量推估；在理論模式部份，WBE模式 (I) 以0.1為理論模式之a值進行推估，由本研究所得之結果其理論值與實測值比較結果誤差大且明顯高估針葉樹生物量。在經過修正a值之WBE理論模式 (II) 則大幅降低誤差及提升WBE理論模式之適用性。這項結果與Chambers *et al.* (2001)、Ketterings *et al.* (2001)、Zianis and Mencuccini (2004)、Zianis (2008)、Pilli *et al.* (2006) 等人的建議相同，即WBE理論模式的應用是需要被修正的。Zianis and Mencuccini (2004)、Zianis (2008) 建議修正歐洲地區的WBE理論模式之b值為2.36；Enquist *et al.* (1998、1999)、Chambers (2001)、Ketterings *et al.* (2001) 建議以林分密度修正模式之a值，而Pilli *et al.* (2006) 認為WBE理論模式適用於成熟立木，用於幼齡木及老齡木效果不佳。

而本研究以WBE理論模式 (I) 推估杉木、紅檜、柳杉等針葉樹種生物量之結果為明顯高估，但桂竹地上部生物量推估上相較於其他針葉樹種為佳；而在經過修正a值之WBE理論模式 (II) 部分，針葉樹種之a值接近0.03，而桂竹之a值則為其他樹種一倍以上，超過0.06，對照林分株數可發現，桂竹林分密度高於其他樹種數十倍，而究竟是植物類型 (針葉樹類、竹類) 或林分密度影響a值，有待未來能引入更多類

別樹種資料進行研究，以求得可供台灣人工造林生物量推估參考之相對關係式。

五、結論

本研究以杉木、紅檜、柳杉及桂竹等台灣人工林重要造林樹種為資料，測試不同相對生長模式之適用性，經研究結果顯示一般相對生長式及Ruark相對生長式模擬之模擬效果最佳，然而上述兩者為經驗模式仍受限於樹種及地理範圍之適用性，而經a值修正之WBE理論模式可大幅降低誤差及提升WBE理論模式之適用性。由於本研究僅採用4種樹種，所得之結果仍較有限，未來仍需加入更多的樹種來測試並修正WBE模式之適用性，以突破地理適用範圍及樹種限制的問題，簡化台灣森林生物量推估過程。

六、參考文獻

- 王子定、姚榮鼎、顏秉貞、鄭欽龍 (1976) 森林生物量 中華林學季刊 9(4): 1-35。
- 王子定、蘇學波、陳堅強、高毓斌 (1984) 各栽植密度銀合歡之生長及地上部生物量 中華林學季刊 17(4): 13-25。
- 紀怡嘉 (2008) 臺灣中部地區桂竹林生物量與碳貯存量之研究 國立中興大學碩士論文。
- 顏添明、李久先、黃凱洛、劉兆昌 (2004) 杉木人工林成熟林分林木生長及生物量之探討 中華林學季刊 37: 157-168。
- 顏添明、黃凱洛 (2006) 杉木地上部碳儲存量之推估 台灣林業科學21(2): 273-280。
- Arevalo, C. B. M., A. P. Drew., and T. A. Volk. (2005) The effect of common Dutch white clover (*Trifolium repens* L.), as a green manure, on biomass production, allometric growth and foliar nitrogen of two willow clones. *Biomass and Bioenergy* 29: 22-31.
- Chambers, J. Q., J. Santos., R. J. Ribeiro, and N. Higuchi. (2001) Tree damage, allometric relationships, and above-ground net primary

- production in central Amazon forest. *Forest Ecology and Management* 152: 73-84.
- Draper, N. R. and H. Smith. (1981) *Applied regression analysis*. 2nd ed. New York: John Wiley & Sons, Inc. 709 p.
- Enquist, B. J., J. H. Brown., and G. B. West. (1998) Allometric scaling of plant energetics and population density. *Nature* 395: 163-165.
- Enquist, B. J., G. B. West, E. L. Charnov, and J. H. Brown. (1999) Allometric scaling of production and life-history variation in vascular plants. *Nature* 401: 907-911.
- Kittredge, J. (1944) Estimation of the amount of foliage of trees and stands. *Journal of Forestry* 42: 905-912.
- Ketterings, Q. M., R. Coe, M. van Noordwijk, Y. Ambagau, and C. A. Palm. (2001) Reducing uncertainty in the use of allometric biomass equations for predicting aboveground tree biomass in mixed secondary forests. *Forest Ecology and Management* 146: 199-209.
- Pilli, P., T. Anfodillo., and M. Carrer. (2006) Towards a functional and simplified allometry for estimating forest biomass. *Forest Ecology and Management* 237: 583-593.
- Parresol BR. (1999) Assessing tree and stand biomass: a review with examples and critical comparisons. *Forest Science* 45: 573-93.
- Ruark, G. A., G. L. Martin., and J. G. Bockheim. (1987) Comparison of constant and variable allometric ratios for estimating *Populus tremuloides* biomass. *Forest Science* 33: 294-300.
- Werner, P. A. and P. G. Murphy. (2001) Size-specific biomass allocation and water content of above-and belowground components of three *Eucalyptus* species in a northern Australian savanna. *Australian Journal of Botany* 49: 155-167.
- West, G. B., J. H. Brown., and B. J. Enquist. (1997) A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science* 276:122-126.
- West, G. B., J. H. Brown, and B. J. Enquist. (1999) A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. *Nature* 400: 664-667.
- Yen, T. M., J. S. Lee., and K. L. Huang. (2008) Growth and yield models for thinning demonstration zones of Taiwan red cypress (*Chamaecyparis formosensis* Matsum.) and Japanese cedar (*Cryptomeria japonica* D. Don) plantations in central Taiwan. *Quarterly Journal of Forest Research* 30(3): 31-40.
- Yen, T. M., L. M. Ai., C. L. Li., J. S. Lee., and K. L. Huang. (2009) Aboveground carbon contents and storage of three major Taiwanese conifer species. *Taiwan Journal of Forest Science* 24(2): 91-102.
- Yen, T. M., Y. J. Ji., J. S. Lee. (2010) Estimating biomass production and carbon storage for a fast-growing makino bamboo (*Phyllostachys makinoi*) plant based on the diameter distribution model. *Forest Ecology and Management* 260: 339-344.
- Zianis, D. and M. Mencuccini. (2004) On simplifying allometric analyses of forest biomass. *Forest Ecology and Management* 187: 311-332.
- Zianis, D. (2008) Predicting mean aboveground forest biomass and its associated variance. *Forest Ecology and Management* 256: 1400-1407.