沙地樟子松人工林自然稀疏规律

曾德慧,姜凤岐,范志平,杜晓军

(中国科学院沈阳应用生态研究所,沈阳 110015)

摘要:林分在自然稀疏过程中,与密度相关的死亡是由林木大小的增加引起的。因此,很自然地要选择反映林木大小的指 标,来表示林木株数与林木大小的关系。选取林分总断面积作为林木大小的指标,建立了沙地樟子松人工林自然稀疏过 程中林分密度与总断面积的相关关系,旨在为沙地樟子松人工林的合理经营提供依据。对自然稀疏-3/2 法则进行的评 述,认为尽管没有充分证据表明斜率-3/2 存在的精确性,但它可以作为一个理想的常数,并且考虑到各种现实性,也允 许实际的斜率与之存在差异。

关键词: 樟子松: 人工林: 自然稀疏: 沙地

Self-thinning of even-aged pure plantations of Pinus sylvestris var. mongolica on sandy soil

ZENG De-Hui, JIANG Feng-Qi, FAN Zhi-Ping, DU Xiao-Jun (Institute of Applied Ecology, Academia Sinica, Shenyang 110015, China)

Abstract: Since density-dependent mortality is caused by the increase of tree size, it is more natural to choose an indicator of the size to express the relationship between the number of trees and the size. We chose the total stand basal area as the indicator of the size, and established an equation relating the number of trees to the total basal area of even-aged pure plantations of Pinus sylvestris var. mongolica on sandy soil during their self-thinning. We reviewed the -3/2 power law of plant self-thinning, and suggested that although there is no satisfying evidence to support the accuracy of the slope of -3/2, it may be regarded as an ideal slope, and that with a view of various realities, we allow the existing of difference of the practical slope to the ideal one.

Key words: Pinus sylvestris var. mongolica; even-aged pure plantation; self-thinning; sandy soil 文章编号:1000-0933(2000)02-0235-08 中图分类号:Q149 文献标识码:A

林分密度反映了林木对其空间的利用程度,是影响林分生长和木材产量的重要因子;同时,在森林生 态系统发挥其它功能作用中起着主导作用。整个森林培育过程的最基本要求之一,就是通过人为干预使森 林在整个生长过程中能保持最适密度,以便提供最多木材产量或发挥最大的防护作用。

林分密度的研究开始较早,因为人们在造林或森林经营活动中都要涉及到密度,但只限于对现实林分 的实测或计算,且确定林分密度多凭实践经验,存在局限性。自从Reineke[1]在 1933 年提出林分密度竞争 效应后,林分密度研究进入了数量化研究的新阶段,逐渐舍去了凭经验和目测等的研究方法。特别是自 1963 年 Yoda 等[2]提出自然稀疏法则以来,林分密度研究更是得到广泛重视。近 30a 来,各国林学家相继提 出也一系列的研究方法[3~12],其它学科的研究方法也渗入到林分密度研究中来[13~20]。在种群生态学研究

林木生长发育受遗传和环境因子的共同影响。在遗传、气候、土壤等因子基本相同的同龄纯林,林分的

基金项目:国家自然科学基金项目(批准号 39670604 和 39800117)和辽宁省博士启动基金项目(批准号 971100)资助 野外工作得到辽宁省固沙造林研究所吴祥云先生的大力帮助,特致谢忱。

中,种群密度问题也一直是核心研究内容之一[15,21~27]。

生长主要受制于林分个体的数量。在这种情况下,株数密度不失为一个合理的指标。同时,该指标测量方法简便,是造林和森林经营中常用的尺度,常作为自变量用于生长和收获模型。林分密度对胸径的影响最为明显,影响最大,也最为基本。密度与胸径的关系是林分密度的重要规律,是编制数表的理论基础之一,所以营林工作的重点也放在密度控制上[5]。

樟子松(Pinus sylvestris Linn. var. mongolica Litv.)是我国北方地区一个重要的造林树种。据统计^[28],"三北"地区除天津以外的 12 个省(市、区)都开展了樟子松引种推广工作,已在 300 多个县引种成功,推广面积已达 30 万 hm²。引种推广开展较早的辽宁、吉林、黑龙江三省已把樟子松大量应用于营造防风固沙林、农田防护林、草牧场防护林、用材林、城镇绿化和低产林改造,仅这三省的樟子松人工林面积就有 20 万 hm²。在樟子松的引种和营造技术等方面积累了许多经验①,对樟子松人工林生长发育过程中的密度效应研究不多,如赵玉章等^[32]对沙地樟子松人工林经营密度管理进行了初步研究;对樟子松人工林自然稀疏规律缺乏研究,其合理经营体系仍然缺乏理论依据。因此,深刻认识、掌握樟子松人工林的自然稀疏规律,具有极其重要的实践意义。本文以辽宁省西北部沙地樟子松人工林为研究对象,探讨其自然稀疏规律,为沙地樟子松人工林的合理经营提供依据。

- 1 研究地区概况与研究方法
- 1.1 研究地区概况

本研究以自然区域属于科尔沁沙地东南边缘的辽宁省西北部沙地樟子松人工林为对象,分别在章古台、傅家林场、张家窑林场和孙家店林场进行调查。本区属于亚湿润干旱区,植物区系属蒙古区系西辽河小区及部分华北区系[30]。

章古台位于辽宁省彰武县境内,地理坐标 $42^{\circ}43'$ N, $122^{\circ}22'$ E, 平均海拔 226.5 m, 年平均气湿 5.9 C, \geqslant 10 C 的年积温为 3148 C, 降水量 496 mm, 蒸发量 1700 mm, 相对湿度为 59%, 平均风速为 3.7 m/s, 土壤为生草沙土和流动风沙土。早霜在 9 月底或 10 月初,晚霜在 4 月中下旬,无霜期约 150 d。章古台从 1955 年开始引种樟子松进行沙地造林试验,近 40 4 共营造樟子松林 1 万多 1 hm²。

傅家林场位于昌图县境内, $43^{\circ}30'$ N, $123^{\circ}50'$ E,距离章古台镇约 180km,年均气温 4.8 C, \geqslant 10 C 的年积温为 3067 C,降水量 475mm,蒸发量 1600mm,相对湿度 68%,平均风速 4.2m/s,无霜期约 150d。土壤为生草沙土,立地条件略好于章古台。 1962 年开始引种樟子松造林,目前该林场已营造樟子松林近 6700hm²。

张家窑林场位于康平县城西部, $42^\circ47'$ N, $122^\circ44'$ E,距离康平县城和彰武县城各 50km,平均海拔高度 158m;无霜期约 150d,年均气温 5.7 C, $\geqslant 10$ C 的年积温为 3106 C,降水量 500mm,蒸发量 1700mm,相对湿度 67%,平均风速 3.6m/s,土壤为风沙土,立地条件略好于章古台。该林场从 1964 年引种樟子松造林,目前已营造樟子松林近 600hm²。

孙家店林场位于康平县城北部, $43^{\circ}10'$ N, $123^{\circ}18'$ E,处于傅家林场和张家窑林场连线中间,气候土壤等条件与张家窑林场相似。该林场从 1965 年引种樟子松造林,目前已营造樟子松林近 700hm²。

- 1.2 研究方法
- 1.2.1 标准地选择与调查 自然稀疏是林分生长发育过程中,林木个体之间逐渐产生分化,不断被分化出来的生长落后的被压木,因光照和营养不足,其生长日益不良,导致自然枯死,于是林分的活立木株数逐渐减少。因此,研究自然稀疏现象,合理选择林分对象非常关键。在曲线拟合时,为了估算斜率,采用线性统计方法,首先必须消除还未到达与拥挤有关而导致死亡的点,这些点包括:还未进入稀疏线的年幼种群、由于造林措施不当导致的不可郁闭的林分、与拥挤无关(如干旱、火灾、病虫害等)而导致死亡、衰老林分等[31]。不排除这些点将使稀疏线的估算产生偏差。在辽宁省西北部沙地,由于降雨在年分布上的不稳定性,常导致密度大的林分中部分林木死亡[30,32]。另外,由于枯梢病的发生,也导致部分樟子松林木的死亡[35]。因

(7)

此,在选取林分标准地调查时,首先选择已充分郁闭的林分,然后从外观上判断林分是否处于健康状态,如果生长不良,则排除。在上述 4 个地点,选择充分郁闭并已发生自然稀疏的樟子松林分,进行标准地调查,每木检尺量测其胸高直径,标准地大小为 $20m \times 30m$,林分年龄为 $13 \sim 35a$ 。共调查 13 块标准地。

1.2.2 自然稀疏过程的数学模拟

在充分密集的林分里,随着林分的生长,林木相互竞争越来越激烈,结果导致劣势木枯死。 $Reineke^{[1]}$ 对这种现象做了研究,以下式反映林分密度(N)与平均直径(D)的关系:

$$N = aD^b \tag{1}$$

或

$$\log N = \log a + b \log D$$
 (2) 式中, a 、 b 是常数。该式表示林分平均直径对应的最大密度。Reineke 研究分析 14 个树种后,得到一经验方

式中,a、b 定市效。以式农小林万十均直任对应的最大金度。Remeke 研究力机 14 个例种后,得到一经验力程,b=-1.6。

Yoda 等^[2]通过对单一植物种群开始产生自然稀疏现象的连续观察,提出了"自然稀疏—3/2 法则"(—3/2 power law of plant self-thinning),即:

$$w = kN^a \tag{3}$$

或

$$\log w = \log k + a \log N \tag{4}$$

式中,w 为植物平均个体的重量,k 是常数, $\alpha=-3/2$ 。该式描述了在充分拥挤的同龄植物种群中植物平均个体大小与密度的关系。

对于植物密度与个体大小的关系,有很多学者提出了反映个体大小的指标 $[\cdot,2\cdot,9\cdot,15\cdot,33]$ 。对林分而言,由于林分直径是造林和森林经营中常用的尺度,常作为自变量用于生长和收获模型,所以选择直径以及能够与直径相互换算的平均木断面积(g)、林分总断面积(G)作为个体大小的指标。因此有:

$$D \propto N^a$$
 (5)

$$g \propto N^a$$
 (6)

利用万程(1)、(5)、(6)和(7),对辽宁省西北部沙地模子松人工杯的自然稀疏规律进行模拟,模拟时采用这些方程的双对数形式,并比较它们的特征。

 $G \propto N^a$

1.2.3 数据处理与统计分析

林分平均胸径(D)、总断面积(G)和平均木断面积(g)分别通过下列公式求得:

$$D = \sqrt{(\pi/4)\overline{g}} = \sqrt{(\pi/4)(\sum_{i=1}^{N} g_i)/N} = \sqrt{(\sum_{i=1}^{N} d_i^2)/N}$$
(8)

$$G = \sum_{i=1}^{N} g_i = \sum_{i=1}^{N} (\pi/4) d_i^2 = (\pi/4) D^2 N$$
 (9)

$$g = G/N = (\pi/4)D^2 \tag{10}$$

在上面各式中, \overline{g} 是林分的平均胸高断面积, g_i 和 d_i 分别是第 i 株树的胸高断面积和直径,N 是林分密度。这样得到 13 个样本的基本情况。本文在实际计算时,G 和 g 的单位分别采用 \mathbf{m}^2 和 \mathbf{cm}^2 ,请注意换算关系。

采用 SYSTAT 软件[34]拟合上述回归,并进行显著性检验。

2 结果

2.1 平均直径与密度的关系

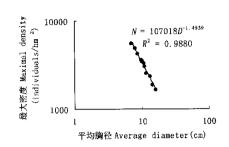
根据 13 块标准地数据模拟结果(图 1,图 2),得到如下方程:

万方数据g $N = 5.0295 - 1.4939\log D$ $(R^2 = 0.9880, p < 0.001)$ (11)

(12)

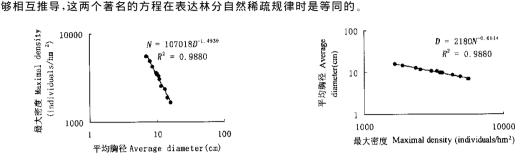
 $\log D = 3.3385 - 0.6614 \log N$ $(R^2 = 0.9880, p < 0.001)$

 R^2 为决定系数(coefficient of determination),它是评定直线回归效果好坏的指标,其值范围为 $0\sim1$ 。从方 程(11)和(12)的表达方式可以看出,这两个方程的自变量和因变量只是互换了一下,没有本质区别。但方 程(11)是 Reineke 表达式,而方程(12)是 Yoda 表达式的变形。也就是说 Reineke 表达式与 Yoda 表达式能



林分最大密度与平均胸径的关系 Fig. 1 The relationship of maximal density

with average diameter



林分平均胸径与最大密度的关系 Fig. 2 The relationship of average diameter

Tadaki 认为[35]许多树种的树干材积 v 与直径 D 的关系可表示如下:

with maximal density

而林木重量 w 与 v 的经验关系为.

$$w \propto v^{1.0} \tag{14}$$

根据 Yoda 方程,得到.

$$D^{\scriptscriptstyle 2.4} \propto N^{\scriptscriptstyle -1.5}$$

 $v \propto D^{2.4}$

即

或.

$$D \propto N^{-0.625}$$

(13)

(15)

$$N \propto D^{-1.6} \tag{16}$$

方程(16)是 Reineke 经验方程。经 t 检验[35],方程(11)与方程(16)的斜率不存在显著差异(p < 0.001),方程 (12)与方程(15)的斜率也不存在显著差异(p < 0.001)。

2.2 平均木断面积与密度的关系

平均木断面积与林分密度模拟结果(图 3),显示.

$$\log g = 6.6021 - 1.3227 \log N \qquad (R^2 = 0.9880, p < 0.001) \tag{17}$$

2.3 林分总断面积与密度的关系

方程(11)和(12)中,由于林分平均直径 D 不能直接测得,而是通过标准地每株林木的实测胸径的平方 和,除以株数 N,再开方而得(见方程 8)。方程(17)中,g 也不是直接测得,而是通过除以 N 而得(见方程 10)。因此,D-N 和 g-N 在统计学上不是两对独立的变量,D 和 g 都依赖于 N。D 和 N 之间以及 g 和 N之间具有高的相关性也就不奇怪。 $\mathbf{Weller}^{[31]}$ 在评价自然稀疏-3/2 法则时,也曾批评在模拟方程(3)中 w与 N 存在同样的问题。模拟了林分总断面积 G 与 N 的关系(图 4),得到:

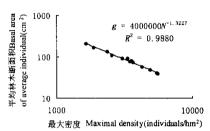
$$\log G = 2.572 - 0.3227 \log N \qquad (R^2 = 0.8309, p < 0.001) \tag{18}$$

很显然,方程(18)的决定系数比方程(17)有所降低。尽管这样,G 与 N 之间还是存在显著的相关关系(p< 0.001)。 万方数据

樟子松人工林的自然稀疏规律的应用

自然稀疏是通过淘汰生长势下降而死亡的个体实现的。很显然,林分随着年龄增加,其密度将逐渐减 少。根据模拟方程(18),对樟子松人工林不同阶段的理论密度(最大密度)所对应的林分总断面积作了预 测,并根据方程(9)求算了相应的林分平匀直径,结果见表 1。

通过自然稀疏调节的森林密度是该森林在该立地条件下,在该发育阶段所能"容纳"的"最大密度",而 不是"最适密度"。认识林木分化和自然稀疏规律是为了通过人为的间伐,使森林经常保持合理的密度;而 那些生长落后的林木,在自然稀疏之前适时间伐利用。间伐实际上是一种代替自然稀疏过程的措施,其目 的在于加速林木生长,缩短林分的培育周期。在生产实践上,森林的经营郁闭度要根据森林培育目标来决 定。毫无疑问,防风固沙林的经营目的是防风固沙,保护沙地资源,改善生态环境,同时提供一定数量的木 材或其他林产品。姜凤岐等[37]曾定义固沙林林分的郁闭度达到 π/4 时,为有效防护状态。因此,沙地樟子松 人工林的合理经营密度应该维持林分郁闭度处于 $\pi/4$ 时。据此,本文计算了不同林分平均直径所对应的经 营密度(表 1)。



体分总断面积Total stand basal area(m²) 10 1000 10000 最大密度 Maximal density(individuals/hm2)

= $373.25N^{-0.3227}$

0.8309

100

平均林木断面积与最大密度的关系

Fig. 3 The relationship of basal area of average individual with maximal density

林分总断面积与最大密度的关系

The relationship of total stand basal area with maximal density

对应林分密度的林分总断面积、最大平均直径预测值与经营密度

The forecasting valuees of total stand basal area and average diameter with a given maximal density, and management density

| 最大密度 Maximal density(individuals/hm²) | 林分总断面积 Total stand basal area(m²) | 林分平均直径 Average diameter(cm) | 经营密度 Management density(individuals/hm²) |
|--|---|-----------------------------------|---|
| 5000 | 23.90 | 7.8 | 3927 |
| 4500 | 24.72 | 8.4 | 3534 |
| 4000 | 25.68 | 9.0 | 3142 |
| 3500 | 26.81 | 9.9 | 2749 |
| 3000 | 28.18 | 10.9 | 2356 |
| 2500 | 29.89 | 12.3 | 1963 |
| 2000 | 32.12 | 14.4 | 1571 |
| 1500 | 35.24 | 17.3 | 1178 |
| 1000 | 40.17 | 22.6 | 785 |

讨论 万方数据

表达式的选择

方程(17)和(18)在数学上是相等的,但在统计学上却不相等。g-N 有两个主要的缺陷,其一,林分平均木断面积的变化会使人产生一种误导,因为平均木断面积的增加是通过两个途径实现的:①活立木的生长,②排除小的个体。因此,林分的平均木断面积增加速度比组成林分的单个个体的生长快,并且当小的个体死亡时,平均个体断面积也增加,即使活立木实际上并没有生长;而整个林分的断面积只通过生长才能增加,并随着死亡下降。因此,G-N 表达式能够更清楚地解释以上现象,并且它把注意力集中在由于死亡允许活立木生长加速的补偿上。其二,在方程(11)和(12)中,由于林分平均直径 D 不能直接测得,而是通过标准地每株林木的实测胸径的平方和,除以株数 N,再开方而得(见方程 1)。方程(17)中,g 也不是直接测得,而是通过除以 N 而得。因此,D-N 和 g-N 在统计学上不是两对独立的变量,D 和 g 都依赖于 N 。 D 和 N 之间以及 g 和 N 之间具有高的相关性也就不奇怪。

Westoby 认为^[33],植物的自然稀疏是受叶面积驱动的,而不是植物的重量。他发现在不同光照条件下,相同密度的同一植物种群,其平均个体重量不同;而用植物叶面积却能很好地反映植物种群的自然稀疏过程。对乔木树种而言,断面积能很好地反映自然稀疏过程。

3.2 初始造林密度、立地与自然稀疏的关系

林分发育到一定年龄阶段出现林木相互竞争作用,此林龄是初始立木度和林木生长率的函数。而后者又与树种、立地条件有关。在造林保存率一致的情况下,不同造林密度的林分,发生自然稀疏的年限不同。初植密度大的林分,发生竞争作用的时间早,发生自然稀疏的时间也就早;初植密度小的林分,发生竞争作用的时间晚,发生自然稀疏的时间也就晚。同样,生长在立地条件好的林分比相同初植密度下生长在立地条件差的林分,其发生竞争作用的时间早,发生自然稀疏的时间也就早。因此,对同一树种而言,初植密度和立地对自然稀疏的影响主要表现在对自然稀疏发生时间的迟早上。也就是说,林分发生自然稀疏后,密度和林木个体大小之间的关系与初植密度和立地无关。

在章古台沙地引种栽培樟子松的早期,初始造林密度^[38,39]通常在 $6000\sim10000$ 株/hm²,甚至更大。当时的考虑,一是造林成活率和保存率得不到保证;二是初始密度大对发挥防风固沙作用所起的效果快。由于樟子松是一个阳性、速生的乔木树种,而且随着对造林技术的不断掌握,这样的初植密度显然是不合适的,因为林分很快郁闭并发生自然稀疏。现在,生产上的初始造林密度大多为 $3000\sim3500$ 株/hm²,在保存率为 80%左右的情况下,在不同立地条件下,达到郁闭的时间约为 $15\sim17a^{[37]}$,直径能够生长到 $11\sim12cm$ (见表 1)。所以,这一初始密度合适的。

3.3 自然稀疏-3/2 法则

Yoda 等提出的"自然稀疏—3/2 法则"受到广泛关注。经过 20 多年来,特别是从 $1970\sim1984$ 年之间,自然稀疏—3/2 法则已得到广泛的承认和赞赏 $[9\cdot23\sim25\cdot40\sim42]$,认为该法则是生态学的一个"法则",有两个方面的证据。一是大量文献报道的单一种群的稀疏线都在—3/2 左右,从草本植物到高大的乔木树种;二是在由多个种群组成的群落中,尽管各种群的形态和生长都存在巨大差异,所有种群的个体平均重量与密度关系的斜率为 3/2。因此,Yoda 的种内稀疏模型也适用于种间的平均个体大小与密度关系,换句话说,自然稀疏—3/2 法则适用于所有植物种类。作为一个管理工具,—3/2 法则在林业中是非常有用的 $[2\cdot7\sim8]$ 。

Yoda 等人提出的-3/2 法则虽是一个经验方程,但美国学者 Drew 等[7]从生物学和纲量分析重新论证了该法则。从数学推断来说,Drew 等的论证是正确的。如果仔细考虑一下他们推断的两个前提,不难发现,现实情况并非完全如此,林分的自然稀疏过程不是连续的,而是间歇的,林分的自然稀疏由两个过程构成:首先,林木的枯死产生林窗;接着,其它林木(或幼苗)的生长再填充林窗。从这一角度来看,任何一个林分都不能永远保持完全的郁闭状态。其二,冠型随立地条件和生长阶段的不同也会发生变化。因此,Yoda 等人提出的-3/2 法则过分简单化了。大量的研究也表明[12-21-26-31-44],稀疏斜率随树种和立地等发生变化,而不是-3/2。Zeide 宣称[31],稀疏线作为一个变量比作为一个常量更有用处,它可以解释物种和林分间的生态差异,而且会刺激今后进一步深入研究种内的竞争。

Weller **万块现实据**提出了-3/2 法则的不足。他认为在拟合自然稀疏线时存在 4 个重要的问题:(1) 拟合点的选取,(2)表达式的选择,(3)稀疏线斜率的估算,(4)拟合斜率与法则中预测值的比较。Zeide 经过理

论分析和大量实例考证了自然稀疏一3/2法则后,认为[31]:通常情况下,稀疏线在自然稀疏明显其间不为 直线,而是呈斜率为负的上凹曲线,稀疏线只在一较小区间内的斜率为-3/2。最近,Enquist 等[15]从动能学 角度,提出了植物种群的平均个体重量与最大密度的关系为斜率-4/3,不是-3/2;而这个观点也同样受 到批评[45]。

本项研究表明, Yoda 方程与 Reineke 方程等同的前提是方程(13)和(14)要成立。而实际上,方程(13) 和(14)都是经验方程,尤其方程(13)是难以证明的。这也就说明,自然稀疏-3/2 法则在实验上是无法精确

到如此的。 尽管自然稀疏-3/2 法则在统计模拟上和实验上存在的问题,是否意味着-3/2 法则完全失败了呢?

近几年第二次支持 Yoda 法则的一个小高潮又出现了,虽然是很谨慎的和有限的[46]。Lonsdale 认为[47],自 然稀疏线的斜率存在变异性的原因之一来自数据选取的不合理,有些数据不是来自己发生自然稀疏的种 群:原因之二可能由于生物量只测定了地上部分的,而忽视了地下部分。他还指出,没有证据表明物种耐荫

性与斜率有关:斜率与各种几何生长常数之间也不存在显著的联系。从 Lonsdale 研究可以得出,自然稀疏 线斜率与物种无关。 Zeide 认为[46],林分在发育过程,实际的自然稀疏线是否与林分的生物量上限一致这个问题是 Yoda 法则继续争论的来源。平均树冠长度与宽度的关系能够解决这个问题。如果林分水平郁闭度下降,树冠长 度的生长将比宽度快。这一事实表明,林分生物量的上限不是自然稀疏的渐近线。虽然极限密度不能通过 观察得到,但能够通过合适变量来推断决定。极限密度对于确定自然稀疏、干扰程度和林分密度是非常有

一个缺陷。 通过以上分析,认为尽管没有充分证据证明斜率-3/2存在的精确性,但它可以作为一个理想的常数; 森林的自然稀疏不但具有规律性,而且具有复杂性和变异性:考虑到各种现实性(如自然稀疏过程不是连

用的。一些学者认为极限密度值得密切关注 $[10.46\sim48]$ 。Zeide 认为[46],极限密度不能通过试验方法确定不是

参考文献

[1] Reineke L H. Perfecting a stand-density index for even-aged forests. J. Agri. Res., 1933, 46:627~638.

续的,各种干扰等),也允许实际的斜率与之存在差异,并应深入进行研究这种差异。

- [2] Yoda K, Kira T, Qgawa H, et al. Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions. J. Biol. Osaka City Univ., 1963, 14:107~129.
- 尹泰龙. 林分密度控制图. 北京:中国林业出版社.1984. [3]
- $\lceil 4 \rceil$ 唐守正.同龄纯林自然稀疏规律的研究.林业科学,1993,**29**(3):234 \sim 241.
- [5] 刘君然.林分自然稀疏理论及应用.北京:中国林业出版社.1995.
- [6] Daniel T W, Helms J A and Baker F S. Principles of Silviculture (2nd edition). New York: McGraw-Hill Book
- Company. 1979. [7] Drew T J and Flewelling J W. Some recent Japanese theories of yield density relationships and their application to
- Montery pine plantations. Forest Science, 1977, 23(4):517~534.
- 8 Drew T J and Flewelling J W. Stand density management; an alternative approach and its application to Douglas-fir
- plantations. Forest Science, $1979, 25(4):518 \sim 532$.
- [9] Long J N and Smith F W. Relation between size and density in developing stands: A description and possible mechanisms. Forest Ecology and Management, 1984, 7:191~206.
- [10] Osawa A and Allen R B. Allometric theory explains self-thinning of mountain beech and red pine. Ecology, 1993, **74:**1020~1032.
- [11] Smith D.M. The Practice of Silviculture (8th edition). New York: John Wiley & Sons. 1986.
- West P W and Borough C J. Tree suppression and the place of the self-thinning rule in a monoculture of Pinus radiata **万万**,数据s of Botany,1983,42:149~158.
- 张大勇,赵松岭.森林自疏过程中密度变化规律的研究.林业科学,1985,21(4): $369\sim374$. [13]

 $\lceil 14 \rceil$ 方精云.一种描述植物种群自然稀疏过程的经验模型.林业科学, $1995,31(3):247\sim253.$

242

- [15] Enquist B J, Brown J H and West G B. Allometric scaling of plant energetics and population density. Nature, 1998, **395**:163∼165.
- Hozumi K. Ecological and mathematical considerations on self-thinning in even-aged pure stands. I. Mean plant [16] weight-density trajectory during the course of self-thinning. Bot. Mag. Tokyo, 1997, 90:165~179.
- [17] Hozumi K. Ecological and mathematical considerations on self-thinning in even-aged pure stands. I. Effect of the linear growth factor on self-thinning. Bot. Mag. Tokyo, 1983, 96:171~191.
- Petraitis P S. Use of average vs. total biomass in self-thinning relationships. Ecology, 1995, 76:656~658. [18]
- [19] Weller D E. Self-thinning exponent correlated with allometric measures of plant geometry. Ecology, 1987, 68:813 $\sim 821.$
- Γ20] Zeide B. Tolerance and self-tolerance of trees. Forest Ecology and Management, 1985, 13:149~166.
- [21] Ernst W. H. Population biology of Allium ursinum in northern Germany, Journal of Ecology, 1979, 67:347~362.
- [22] Happer J L. Population Biology of Plants. London: Academic Press. 1977.
- [23] Hutchings M L and Budd C S. Plant competition and its course through time. BioScience, 1981, 31:640~645.
- [24] McIntosh R P. The background and some current problems of theoretical ecology. Synthese, 1980, 43:195~255.
- [25] Pitelka L F. Application of the -3/2 power law to clonal herbs. American Naturalist, 1984, 123:442~449.
- [26] White J. Demographic factors in populations of plants. In: Solbrig O T. ed. Demography and Evolution in Plant Populations. Berkeley, California, USA: University of California Press. 1980.
- White J and Harper J L. Correlated changes in plant size and number in plant populations. Journal of Ecology, [27] $1970.58:467\sim485.$
- Γ28∃ 张建龙.总结经验,提高认识,加快步伐推广樟子松.防护林科技,1994,(3):8~11.
- [29] 赵玉章,于洪军. 沙地樟子松人工林经营密度管理表的初步编制. 林业勘测设计.1984,(2): $5\sim10$.
- 焦树仁,章古台固沙林生态系统的结构与功能,沈阳;辽宁科学技术出版社,1989. [30]
- [31] Weller D.E. A reevaluation of the -3/2 power rule of plant self-thinning. *Ecological Monographs*, 1987, 57:23 \sim 43.
- [32] 曾德慧,姜凤岐,等. 樟子松人工固沙林稳定性的研究. 应用生态学报,1996,7(4):337~343.
- Westoby M. Self-thinning rule driven by leaf area not by weight. Nature, 1977, 265: 330~331. [33]
- [34] SYSTAT, SYSTAT for windows; statistics (Version 5 edition), SYSTAT, Evanston, Illinois, USA, 1992.
- [35] Tadaki Y. Leaf biomass. In: Shidei T and Kira T. ed. Primary Productivity of Japanese Forests. JIBP Synthesis, 16. Univ. Tokyo Press, Tokyo, 1977. 39~44.
- 陈华豪,丁思统,等.林业应用数理统计.大连:大连海运学院出版社.1998.196~198. [36]
- [37] 姜凤岐,曾德慧,等. 固沙林的经营基础与技术对策. 中国沙漠, $1997,17(3):250\sim254.$
- 王康富,赵兴梁,杨喜林. 东北西部砂荒地区引种松树的三年试验. 林业科学,1958,(1): $1\sim21$. [38]
- 辽宁省阜新市防护林试验站,章古台固沙造林(修订版),北京:农业出版社,197. [39]
- [40] Hutchings M L. Ecology's law in search of a theory. New Scientist, 1983, 98:765~767.
- [41] Westoby M. The self-thinning rule in population dynamics. American Naturalist, 1981, 118:581~587.
- [42] Westoby M. The self-thinning rule. Advances in Ecological Research, 1984, 14:167~225.
- [43] Whittington R. Laying down the -3/2 power law. Nature, 1984, 311:217.
- [44] Zeide B. Analysis of the 3/2 power law of self-thinning. Forest Science, 1987, 32(2):517~537.
- [45] Dewar R C and Magnani F. Plant energetics and population density. Nature, 1999, 398:572.
- Zeide B. Self-thinning and stand density. Forest Science, 1991, 37(2):517~523. [46]
- Lonsdale W M. The self-thinning rule: Dead or alive? Ecology, 1990, 71:1373~1388. [47]
- [48] Osawa A and Sugita S. Tthe self-thinning rule: Another interpretation of Weller's results. Ecology, 1989, 70:279~ 283.