

栓皮栎种群生殖生态与稳定性机制研究

吴明作¹, 刘玉萃¹, 姜志林²

(1. 河南农业大学林学院园艺学院, 郑州 450002; 2. 南京林业大学森林资源与环境学院, 南京 210037)

摘要:对河南省内不同干扰程度下栓皮栎种群的生殖生态特征及稳定性进行研究。结果表明:不同干扰程度下种群的各生殖参数变化较大,种群表现出不同的生态适应策略,成为其稳定与恢复的主要机制。结果还表明较大程度干扰下的栓皮栎种群主要由无性繁殖来恢复,因此应加强其机理的研究。

关键词:生殖生态;稳定性;机制;栓皮栎种群;河南省

The reproductive ecology and stable mechanism of *Quercus variabilis* (Fagaceae) population

WU Ming-Zuo¹, LIU Yu-Cui¹, JIANG Zhi-Lin² (1. Forestry and Horticulture College, He'nan Agriculture University, Zhengzhou 450002, China; 2. Forestry Resource and Environment College, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China)

Abstract: *Quercus variabilis* (Fagaceae) is a frequent constructive species in He'nan forests. The reproductive ecological characteristics of *Q. variabilis* population in different degree disturbed ecotopes in He'nan Province was studied to expound its stable mechanism. The results show that each reproductive parameter of populations is greatly changed under different disturbed degree, showing different ecological strategies, which is the main mechanism of its stability and recovery. The results also show that the *Q. variabilis* population recovered mainly through asexual regeneration under great degree of disturbance.

Key words: reproductive ecology; stability; mechanism; *Quercus variabilis* population; He'nan Province

文章编号:1000-0933(2001)02-0225-06 中图分类号:Q948.S718.5 文献标识码:A

国外对种群生殖生态进行过较多的研究,涉及到理论与方法以及实际调查等方面,所用材料多为草本^[1~4];国内开展研究只是近 10a 的事情,但较早注意到乔木种群的研究^[5~8]。而从生殖生态方面进行种群稳定性的机制分析,则少有报道。本文对河南省常见的森林群落建群种——栓皮栎(*Quercus variabilis*)种群进行不同干扰程度下的生殖生态研究,分析其生态适应对策,阐明其稳定性机制,为种群的动态稳定性研究提供借鉴。同时为其干扰后的可恢复性、解决日益突出的可持续利用问题提供理论依据及对策。

1 研究地点概况

在河南省内由北向南共选取太行山的济源猕猴自然保护区、伏牛山的内乡宝天曼自然保护区、大别山的信阳鸡公山自然保护区,三地点的概况如表 1 所示。表中生境适宜程度主要考虑降水、温度及无霜期,以三者配合较好者为适宜,反之为差;由于目前干扰程度尚无较好的定量标准,本文主要考虑砍伐、整枝、剥皮等开发利用情况,以及到达难易、人们生活状况等人为因素,以砍伐面积大、强度整枝、剥皮株数多,及路途近、容易到达的地点定为干扰程度重度,反之为轻度干扰,居中的为中度干扰。轻度干扰在此视为较稳定生境。

基金项目:国家林业局“八五”科技攻关资助项目

收稿日期:1999-01-08;修订日期:1999-08-29

作者简介:吴明作(1965—),男,河南新县人,博士,讲师。主要从事种群生态、恢复生态及污染生态等研究。

2 资料收集与研究方法

2.1 样方资料调查及生物量的测定

因各调查地点混交林树种组成差别较大,故只进行纯林的调查。三地点中调查样方海拔最高不超过 2200m,从干扰程度轻重等因素考虑,海拔 1000m 基本可视为一分界线,1000m 以下居住人口多,人为干扰程度重,而 1000m 以上所受干扰为轻度,故分 1000m 以上及以下两种海拔设置样方。样方面积分别为 10m × 10m 及 20m × 20m,共调查大小样方 118 个。采用常规方法进行,同时调查每木物候期及结实情况。另在济源设 5m × 5m 样方用于萌芽情况调查。

选取一定数量的样方,采用 Monsi^[9]、及木村允^[10]所提出的“分层割切法”进行栓皮栎生物量的测定,按 Craft^[11]林木分级各选 2~3 株样木进行,按回归方程式^[12]: $W = a \cdot (D^2 H)^b$ 进行各器官生物量回归分析,并以此计算整株及单位面积的生物量,以干重表示。

表 1 调查地点概况

Table 1 Outline aspects of investigated sites

项目 Items	济源 Jiyuan	内乡 Neixiang	信阳 Xinyang
地理位置 Location	34°25'~35°17'N	33°25'~33°33'N	31°46'~31°52'
	112°02'~112°52'E	111°53'~112°E	114°01'~114°06'E
郁闭度 Crown density	0.6~0.85	0.75~0.85	0.4~0.7
林分起源 Generation	天然萌生林	天然萌生林	天然萌生林
调查面积 Investigated area(hm ²)	1.53	1.74	0.22
年平均气温(°C)	14.3	15.1	15.2
Yearly average temperature			
年均降水量(mm)	695	885.6	1118.7
Yearly average precipitation			
无霜期 Frostfree period(d)	190	210~220	220
生境适宜性 Biotope suitability	差	中等	适宜
人为干扰程度 Disturbed degree	重度	轻度	中度

2.2 年龄的确定

按 10% 的比例选取样地,采用查数基部年轮数与生长锥测定相结合的方法,并结合树干解析进行。由此得出不同胸径及基径样本的实测年龄,用以估测其它树木的年龄。

2.3 种子数量的调查

选取不同胸径的树木,按不同方位及层次分别选取样枝 5~10 枝,在每一样枝上再选取 15 枝左右的二级分枝(如有可能)进行结实量的调查,然后换算出整株及单位面积的结实量;同时参考母树林的方法进行^[13],调查在 9 月份落果以前进行。落果期,参照森林群落凋落量的调查方法^[14],在样方内设 1m × 1m 的收集网框 1~2 个,调查统计落下的果实数及当年橡碗数量以估算实际落下种子数。并参考选种比例、室内发芽率估算自然条件下的种子实际发芽率。

2.4 生殖力表的编制

在编制生命表的基础上编制生殖力表,进行种群增长率、净生殖率等的计算^[5,15]。其中, m_x : 年龄组中植株的平均结实数, $m_x = B_x/n_x$; B_x : 为 $x \sim x+1$ 期间个体产生的种子总数; R_0 : 净生殖率,一般也称之为生殖适合度, $R_0 = \sum l_x \cdot m_x$; T : 种群的世代平均周期, $T = \sum (x \cdot l_x \cdot m_x) / R_0$; r : 种群的增长率,近似算法为: $r = \ln R_0 / T$; 种群增长率, $\lambda = e^r$; t : 种群的加倍时间, $t = \ln 2 / r$ 。

2.5 生殖价(Reproductive value)

生殖价 V_x 是一个特定年龄的个体死亡以前可能产生的子代数目的量度, 通常指一个年龄为 x 的平均个体在死亡之前对下一代的相对贡献, 其计算公式可表述为^[5,16~21]:

$$V_x = m_x + \sum_{t=x+1}^{\alpha} \frac{l_t}{l_x} \times m_t$$

式中 l_x, l_t, m_x, m_t 分别表示年龄 x, t 时的存活概率及平均生育力, 可由生殖力表中获得; $\alpha = Ar_{\max}$, 即最大生殖年龄。

剩余生殖价 (RRV) 表示 x 龄后下一生殖期产生更多子代的机会:

$$RRV_x = \frac{l_{x+1}}{l_x} \times V_{x+1}$$

累积剩余生殖价 ($SRRV$) 表示植物在 x 季节后到死亡时产生更多子代的机会:

$$SRRV_x = \sum_{x=1}^{\alpha} \frac{l_{x+1}}{l_x} \times V_{x+1}$$

整个生活史的总生殖价 (TRV) 为^[7]:

$$TRV_x = V_x + \sum_{t=x+1}^{\alpha} \frac{l_t}{l_x} \times V_t$$

生殖投资策略为^[7] (经过修改):

$$ORE_x = V_x / \sum TRV$$

按上述各公式计算各龄级生殖价等参数, 可以编制生殖表。

为消除样地大小的误差, 采用每公顷中的种群密度代替株数进行各参数的计算。

3 结果与分析

3.1 栓皮栎种群的萌芽能力调查

在济源设立不同年龄的萌芽更新次生林样地调查其萌芽情况, 其结果概述如下:

第一个样地是强度择伐迹地, 郁闭度 0.40~0.60, 年龄约 10~20a, 树木已修枝, 平均高 10m 左右。400m² 样地内有 109 株伐根, 每伐根萌芽数 2~25 株不等, 平均 8 株, 平均 2~3a, 高 80~100cm, 长势良好, 样地基本被萌芽株所覆盖, 以此推测, 择伐地上萌芽株密度将相当高。

第二及第三个样地是皆伐迹地, 萌发幼树已郁闭成矮林, 基本无实生苗, 下层草本皆无, 栓皮栎幼树平均高约 2.0~2.5m, 年龄 3~7a, 平均 4~5a, 长势均良好, 且成丛生长, 无分化现象, 每丛株数在 2~12 株之间。部分树木已有生殖现象。

第四至第七个样地也是皆伐迹地, 萌发的栓皮栎已郁闭成纯林, 郁闭度在 0.85~0.95, 下层灌木皆为黄荆条 (*Vitex negundo*), 草本极少。栓皮栎年龄约 5~35a, 平均高 8~10m, 分化现象已明显, 普遍具生殖现象。栓皮栎密度 2200~3325 株/hm², 其下小样方调查栓皮栎幼苗年龄一般在 10a 以下, 少数 10~15a, 高度在 3m 以下, 基本为萌芽林, 多数长势一般, 说明幼苗在林下受压抑程度较大, 仅能维持其缓慢生长。

由以上调查结果可知, 栓皮栎的萌芽能力非常强, 在受到干扰情况下, 其萌芽能力得到迅速而充分地发挥。依靠其大量的萌芽幼苗快速生长, 早期郁闭形成栓皮栎纯林; 虽最终能存活成为幼树及成年树的数量极少, 密度调节作用强烈发生, 分化现象开始较早, 但仍可使其林分得到迅速恢复, 保持优势地位, 从而成为河南省部分山区的优势树种, 成为演替的顶极群落。

3.2 栓皮栎种群的生殖年龄结构分析

种群生殖年龄指种群内具有生殖能力个体的年龄, 其变化反映了生殖策略的改变, 从而影响其稳定性与恢复能力。将种群中的生殖个体按每 5a 一个龄级进行统计, 以占其总个体数的百分比表示, 绘制生殖年龄结构图。部分结果如图 1, 由图可知: 济源 1000m 海拔以上的林分由于干扰较小, 各龄级个体分布较均匀, 而其它各种分布均出现一个峰值, 但出现年龄有所不同, 信阳点林分出现在 60a 前; 济源 1000m 以下的林分在 30 年前方数据 (20a)。而且, 由于干扰的影响, 栓皮栎种群的最大生殖年龄发生变化。受较大干扰的济源 1000m 以下林分, 其最大生殖年龄小于 1000m 以上的相应值。表明在人为干扰较大时, 栓皮栎种群将

整体提前生殖,以尽快增加幼龄个体的输入,恢复其数量,但提前结束生殖。

栓皮栎一般 7~9a 生开始开花结实,15~20a 生普遍开花结实,萌芽林约在第 5 年。栓皮栎种群的恢复主要依靠萌芽生殖形成萌芽林,普遍或整体提前生殖将尽快增加幼龄个体的输入,弥补其高死亡率而使林分恢复。

同时,按苏智先等[6]对生殖年龄的划分方法在栓皮栎种群中不尽适宜,本文认为增长型种群个体数量集中的年龄阶段应以 60a,初始增长型以 30a 为宜。按此标准,济源<1000m 纯林为初始增长型;信阳点纯林为增长型;济源>1000m 纯林属于稳定型。

3.3 栓皮栎种群的生殖力分析

编制生殖力表,将各参数汇总列入表 2 中,由表可以看出如下变化规律:

(1)不同地点所有海拔数据的适合度 R_0 值以内乡最大,信阳次之,济源最小;相同地点的则是 1000m 以下的小于相应 1000m 以上的,与干扰的轻重程度一致。1000m 以下受人为干扰较大,适合度下降,而 1000m 以上人为干扰较小,其值又增加。 R_0 各值中,以内乡海拔 1000m 以上的最大,为 187.1964;以济源海拔 1000m 以下的最小,为 11.8417,两者相差悬殊,说明栓皮栎种群的最适生活史格局是在人为干扰较小的纯林中。

(2)种群的内禀增长率 r 、周期增长率 λ 、世代平均周期 T 等参数基本上与 R_0 的变化规律一致;种群的加倍时间 t 则基本相反。但济源点稍有不同,主要原因是该点<1000m 的纯林受干扰最大,根萌幼苗幼树多,而生殖力计算时包括了这类无性繁殖数据。栓皮栎种群生殖力的这种变化,表明了人为干扰对其生殖的影响。人为干扰程度较重时,种群的生殖适合度降低,生殖能力被削弱,其数量增长速度受到影响,从而影响到在此基础上的数量恢复。

(3)调查的栓皮栎种群生殖力参数变动范围较大,表明其生殖力的变异性较大,可塑性强。

3.4 栓皮栎种群的生殖价分析

编制生殖表,部分结果列入表 3~4 中,表中 X 代表各龄级起始年龄。由表可知:

(1)除累积剩余生殖价 $SRRV$ 随年龄增大单调递减外,其它各生殖参数均随年龄增大而出现先增后减的现象,即存在一个最高点;表明栓皮栎种群的生殖能力存在一最佳年龄段,其时间均在 40~80a 之间,栓皮栎结实盛期为 40~100a^[22],因而其种群的最大生殖能力也出现在此年龄段内。

(2)生殖价 V_x 是个体对下一代的贡献大小,剩余生殖价 RRV 及总生殖价 TRV 等参数说明了潜在生殖机会期望的大小,表明了种群生殖能力的大小,从而也影响其数量的恢复。各参数均涉及到种群的存活概率及其生殖力,因而受到干扰的影响较大。对照表 3 及表 4 可知, V_x 、 RRV 、 TRV 等参数变化为 1000m 以下的数值小于 1000m 以上的相应值,与受干扰程度的大小顺序相反。表明栓皮栎种群受到较大程度干扰后,生殖能力下降,对下一代的贡献减小。同时也表明栓皮栎种群由有性生殖恢复其种群数量的能力在受到较大程度干扰时被削弱,其恢复能力有限。

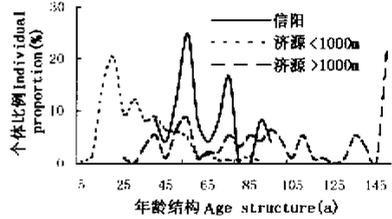


图 1 栓皮栎种群生殖年龄结构

Fig. 1 Reproductive age structure of *Q. variabilis* population

表 2 不同干扰程度下栓皮栎种群的生殖力参数
Table 2 Fecunlity parameters of *Q. varlabilis* population in different ecotopes

地点	海拔 (m)	最大树龄(a)	R_0	r	λ	T	t
Site	Altitude	Max. age					
信阳	<1000	110	43.8870	0.0598	1.0617	63.2	11.6
Xinyang							
内乡	<1000	100	22.1580	0.1025	1.1079	30.2	6.8
Neixiang							
	>1000	90	187.1964	0.1200	1.1275	43.6	5.8
	所有海拔		48.4101	0.1192	1.1266	32.6	5.8
	All altitude						
济源	<1000	130	11.8417	0.0860	1.0898	28.7	8.1
Jiyuan							
	>1000	130	50.1859	0.0714	1.0740	54.9	9.7
	所有海拔		15.1465	0.0792	1.0824	34.3	8.8
	所有海拔						
总体*	<1000	130	14.5447	0.0561	1.0577	47.7	12.4
Total	>1000	130	89.2249	0.0739	1.0766	60.8	9.4
	所有海拔		19.2570	0.0596	1.0614	49.6	11.6

*: 为 3 个点对应数据汇总 Total of three sites

上述 3 参数的变化与 R_0 一致, 反映其间的内在联系, 适合度大, 各生殖价参数提高。

(3) 生殖投资策略 ORE 反映了生殖可能实现或分配的程度。其变化为 1000m 以下大于 1000m 以上, 与干扰程度变化大小一致。栓皮栎种群受到较大干扰后, 需要大量幼龄个体的输入, 因此改变生殖投资策略, 实现较大程度的生殖可能, ORE 值较大, 以达到尽快恢复, 但实现的生殖价等参数依然较小, 且由于生殖对抗生长的原理将形成恶性循环, 不利于恢复, 种群依靠种子繁殖途经恢复能力有限。因此可以认为还须通过其他途经。

3.5 栓皮栎种群的生态对策

生态对策是为概括生物在不同环境下以何种方式完成其生活史以达到繁盛而提出的, 其中以 Grime、MacArthur 等提出的最具有代表性。MacArthur、Pianka 将 $r \sim K$ 对策进行总结与完善, 并表列了 r 对策者及 K 对策者的某些相关特征^[17, 23, 24]。栓皮栎种群的许多总体特征与 K 对策者较为接近, 因此应将其视为 $r \sim K$ 连续统上位于 K 端的对策者。这些特征是: 慢生树种, 多次生殖且生殖投资值较小; 种子产量小, 净生殖率(或适合度) R_0 也小, 从演替上看, 栓皮栎属于顶极群落中的优势种。但是, 从调查及分析的结果来看, 栓皮栎种群的生殖情况随环境的不同而发生变化, 在不同干扰程度下, 种群表现出不同的生态适应对策。

栓皮栎种群在干扰较小的生境中主要依靠种子繁殖, 具较大的生殖适合度; 虽然生殖价较小, 每次产种量较少, 但多次生殖, 连续下种, 能在较长的世代时间内积累较多的幼龄个体, 以较少的生殖分配获得较大的生殖个体, 拥有能不断补充的幼龄个体, 达到连续的周期性更新, 表现出 K 对策的生态适应策略。

在干扰较大的生境中, 栓皮栎种群提早生殖, 加大生殖投资, 所有生殖现象均倾向于增加潜在生殖能力, 以较早地产生后代, 尽快恢复其种群, 但由于个体存活率低等原因, 种子繁殖能力有限, 属于潜在的 r 对策者, 其适应策略必须同时通过强大的萌芽能力来实现。栓皮栎种群依靠萌芽生殖产生巨大的幼苗库, 且早期生长迅速, 及时补充进入成年个体之中, 从而可以在较短时间内占据优势地位, 排斥其它树种, 形成较大密度的纯林, 实现其 r 对策。

上述分析为种群进行生态适应对策分析时, 也应考虑该种群无性繁殖的能力, 由此则可近似地将较稳定生境中的栓皮栎种群视为 K 对策者, 而将受干扰较大生境中的栓皮栎种群视为 r 对策者。

表 3 <1000m 海拔栓皮栎种群生殖表

Table 3 Reproduction table of *Q. variabilis* population below 1000m altitude

X	$V_x(X)$	$RRV(X)$	$SRRV(X)$	$TRV(X)$	$ORE(X)$
1	14.54	14.54	6830.49	98.03	0.001
5	79.12	74.12	6815.94	454.15	0.003
10	197.63	157.63	6741.82	999.88	0.007
20	513.29	457.29	6584.19	2612.49	0.018
30	865.75	775.75	6126.90	3974.20	0.030
40	1141.46	1018.46	5351.15	4573.87	0.040
50	1425.84	1215.84	4332.69	4805.38	0.050
60	1215.84	928.84	3116.85	3379.54	0.042
70	1009.61	656.61	2188.01	2351.85	0.035
80	1208.16	740.16	1531.41	2469.72	0.042
90	1088.47	590.47	791.25	1855.24	0.038
100	627.38	168.37	200.78	814.69	0.022
110	269.40	29.40	32.40	299.70	0.009
120	98.00	3.00	3.00	101.00	0.003
130	3.00	0.00	0.00	3.00	0.000
$\sum =$	9757.49	6830.49		28792.74	0.340

表 4 >1000m 海拔栓皮栎种群生殖表

Table 4 Reproduction table of *Q. variabilis* population above 1000m altitude

X	$V_x(X)$	$RPV(X)$	$SRRV(X)$	$TRV(X)$	$ORE(X)$
1	89.22	89.22	9341.30	720.13	0.002
5	239.22	234.22	9252.07	1691.55	0.006
10	455.60	415.60	9017.85	2824.99	0.011
20	903.64	847.64	8602.25	5151.79	0.021
30	1004.27	914.27	7754.61	5033.13	0.024
40	1450.22	1327.22	6840.33	6390.60	0.034
50	1673.46	1463.46	5513.11	6229.17	0.039
60	1529.98	1242.98	4049.65	4762.80	0.036
70	1608.56	1255.56	2806.68	4183.65	0.038
80	1334.03	866.03	1551.12	2736.03	0.031
90	893.97	395.97	685.09	1447.23	0.021
100	722.06	263.06	289.12	1008.88	0.017
110	263.06	23.06	26.06	286.82	0.006
120	98.00	3.00	3.00	101.00	0.002
130	3.00	0.00	0.00	3.00	0.000
$\sum =$	12268.29	9341.30		42570.77	0.228

综合分析结果可知:栓皮栎种群之所以能在河南省山区稳定地生存,成为优势树种,其主要机制是依靠不同干扰条件下的不同生态适应策略,维持其相对稳定性及干扰后的恢复能力。其稳定性机制不仅由有性繁殖,同时还以其强大的萌芽能力来实现。

4 结论与讨论

(1)栓皮栎种群具有一定的恢复力,种群正是依靠不同干扰程度下的不同生态适应策略来达到稳定地生存与发展。该机制的实现由有性生殖,更主要由强大的无性繁殖来实现。

(2)栓皮栎种群的生殖生态特征随不同程度的干扰而变化。在干扰较小时表现出 K 对策;而在干扰较大时,加大生殖投资,提早生殖,表现为 r 对策,但同时需由无性萌芽能力来实现。

(3)栓皮栎种群的生殖生态特征变异范围较大,具较强的可塑性,是其稳定性的基础。

(4)无性繁殖在栓皮栎种群的恢复中具有重要作用,今后应加强其机理的研究。

参考文献

- [1] Bostock S T. *et al.* The Reproductive strategies of five perennial compositae. *J. Ecol.*, 1979, **67**:91~107.
- [2] Caswell H. On the equivalence of maximizing reproductive value and maximizing fitness. *Ecol.*, 1980, **61**:19~24.
- [3] Caswell H. Optimal life histories and the maximization of reproductive value; a general theory for complex life cycles. *Ecol.*, 1982a, **63**(5):1218~1222.
- [4] Caswell H. Stable population structure and reproductive value for populations with complex life cycles. *Ecol.*, 1982b, **63**(5):1223~1231.
- [5] 江 洪. 云杉种群生态学. 北京:中国林业出版社,1992.
- [6] 苏智先,等. 四川大头茶种群生殖生态学研究 I. 生殖年龄、生殖年龄结构及其影响因素研究. *生态学报*, 1996, **16**(5):517~524.
- [7] 孙 凡,等. 缙云山四川大头茶种群繁殖适应性的数量特征研究. *植物生态学报*, 1997a, **21**(1):1~8.
- [8] 孙 凡,等. 四川大头茶繁殖分配及其环境适应性的关联度研究. *植物生态学报*, 1997b, **21**(1):44~52.
- [9] Monsi. 植物群落的数学模型. 植物生态学译丛(第一集). 北京:科学出版社,1974. 123~144.
- [10] 木村 允,姜 恕,等译. 陆地植物群落生物量的测定法. 北京:科学出版社,1981. 59~105.
- [11] 叶镜中. 森林经营学. 北京:中国林业出版社,1995. 33~37.
- [12] 刘玉萃,吴明作,郭宗民,等. 宝天曼自然保护区栓皮栎林生物量和净生产力研究. *应用生态学报*, 1998, **9**(6):569~574.
- [13] 孙时轩. 母树林的建立与经营. 北京:农业出版社,1961. 52~62.
- [14] 王伯荪,余世孝,彭少麟,等. 植物群落学实验手册. 广州:广东高等教育出版社,1996. 75~77.
- [15] 郑元润,等. 沙地云杉种群增长预测模型研究. *植物生态学报*, 1997, **21**(2):130~137.
- [16] Willson M F. *Plant Reproductive Ecology*. New York:Wiley,1983.
- [17] 王伯荪,李鸣光,彭少麟. 植物种群学. 广州:广东高等教育出版社,1995. 42~50,210~218.
- [18] 周纪纶,等. 植物种群生态学. 北京:高等教育出版社,1992.
- [19] Lovett-Doust J. *et al.* *Plant Reproductive Ecology: Patterns and Strategies*. New York:Oxford University Press, 1998.
- [20] Silvertown J W. *Introduction to Plant Population Ecology*. New York:Longman Group Limited,1982.
- [21] Harper J L, *et al.* The reproductive strategy of higher plants. I. The concept of strategy with special reference to *Seneio vulgaris* L. *J. Ecol.*, 1970, **58**:681~698.
- [22] 中国树木志编委会. 中国主要树种造林技术(上册). 北京:农业出版社,1976. 507~515.
- [23] Pianka. On r - and K -selection. *Amer. Nat.*, 1970, **104**:59~597.
- [24] Stearns. Life history tactics; a review of the idea. *Q. Rev. Biol.*, 1976, **51**:3~47.