

罕山自然保护区森林植物群落优势种的种群结构与动态

刘玉平,苏 慧,刘贵峰\*,张卫国

(内蒙古民族大学 农学院,内蒙古 通辽 028000)

**摘 要:**选择罕山国家级自然保护区的山杨群落、白桦群落、黑桦群落和蒙椴群落进行野外群落学调查,采用空间代替时间,以种群的径级结构代替年龄结构的方法,编制优势种群——山杨种群、白桦种群、黑桦种群和蒙椴种群的特定时间生命表,绘制其存活曲线、死亡率曲线、消失率曲线和危险率函数曲线,分析种群的数量动态变化规律。结果表明:山杨种群、白桦种群、黑桦种群和蒙椴种群Ⅰ级树木个体数量最多,随着径级的增大,株数在下降,4个种群径级结构均呈倒“J”型分布;4个优势种群存活曲线均为 DeeveyⅡ型,也就是说总体处于一种动态的稳定状态;山杨、黑桦种群死亡高峰在第7龄级,白桦种群的死亡高峰在第6、第1龄级,蒙椴种群的死亡高峰在第5龄级;生存分析表明,4个优势种群的生存率呈单调下降,累计死亡率呈单调上升的趋势,具有前期锐减、中期稳定、后期衰退的特点。山杨种群、白桦种群、黑桦种群和蒙椴种群在本研究区内生长更新良好,在无人干扰的条件下,可通过自我调节能力而保持种群的稳定性。

**关键词:**罕山自然保护区;群落类型;种群结构;种群动态

**中图分类号:**S718.54      **文献标志码:**A      **文章编号:**1001-7461(2016)04-0170-06

Population Structure and Dynamics of Dominant Species of Main Forest Community  
in Hanshan Nature Reserves

LIU Yu-ping, SU Hui, LIU Gui-feng\*, ZHANG Wei-guo

(Agricultural College, Inner Mongolia University for the Nationalities, Tongliao, Inner Mongolia 028000, China)

**Abstract:** The communities of *Populus davidiana*, *Betula platyphylla*, *B. dahurica* and *Tilia mongolica* occurring in Hanshan National Nature Reserve were investigated to reveal the quantitative dynamics of populations. The static life tables and the curves of the survival rate, mortality rate, vanishing rate cure, and hazard rate function were made by using the age class structure represented by DBH class. The results showed that, the number of the trees with age class I were dominant in the four populations. The number decreased with the increase of DBH. The distribution of DBH class all had an upside down “J” curve. The curves of the survival rate the four populations could be generally summarized as the type of DeeveyⅡ, suggesting stable population dynamics. The mortality peaks of *P. davidiana* and *B. dahurica* were higher in the age class 7. The mortality peaks of *B. platyphylla* were higher in the and age class 6 and 1. The mortality peak of *T. mongolica* was higher in the age class 5. The survival analysis showed that the four population mortality rate increased all along, while the survival rate decreased all the time. The hazard rate function curve showed that the individual number of the four populations decreased rapidly in early age period, stable in middle age period, and declined in old age period. The growth and regeneration of four populations were very well in the research area, and could maintain the population stability without the human disturbance.

**Key words:** Hanshan Nature Reserves; community type; population structure; population dynamics

收稿日期:2015-10-12 修回日期:2015-11-04  
基金项目:国家自然科学基金(31260108);通辽市与内蒙古民族大学科技合作项目(SXYB2012083;SXYB2012082)。  
作者简介:刘玉平,男,副教授,硕士,研究方向:植物多样性。E-mail:tluiyuping@163.com  
\*通信作者:刘贵峰,女,教授,博士,研究方向:植物多样性。E-mail:liuguifeng1234@126.com

种群结构与动态是植物种群生态学研究的重要内容<sup>[1-5]</sup>,研究森林群落优势种的结构和动态对于了解森林生态系统的形成,群落的演替与稳定以及种群更新都具有重要意义<sup>[6]</sup>。生命表结构分析是解释种群变化的前提,通过对种群生命表的编制可得出存活率、死亡率和消失率等重要参数,从而为种群数量统计提供更多信息<sup>[7-10]</sup>。对 4 个函数辅助种群生命表的分析,可以更好地阐明种群的生存规律<sup>[11-13]</sup>。因此,进行植物种群生命表的编制和生存分析对于揭示种群的数量特征具有重要的现实意义。

罕山国家级自然保护区在内蒙古自治区通辽市扎鲁特旗境内,2000 年 9 月被自治区人民政府正式批准为自治区级自然保护区,2013 年晋升为国家级自然保护区。罕山自然保护区位于大兴安岭南段主脉,地处锡林郭勒草原和科尔沁草原之间的大兴安岭隆起带上,是集典型夏绿阔叶林、草原草甸生态系统和丰富的河流湿地生态系统为一体的综合型生态系统类型自然保护区。该保护区是典型的山地向平原、森林向草原过渡地带,生态系统多样,物种丰富,构成极具代表性的森林、草原及湿地相间分布的生态系统。这里群山耸立、沟壑纵横、溪流遍布,是一种特殊的自然景观结构表现形式。平均海拔 939 m,保护区内峰峦迭嶂,巍峨壮观,主峰吞特山高 1 444.2 m,为通辽市第一高峰,是内蒙古自治区 10 大天然次生林区之一。

## 1 研究区概况

研究区位于罕山国家级自然保护区,地理坐标 119°33′15″—120°02′09″E、45°00′19″—45°26′10″N。罕山国家级自然保护区南北长约 48 km,东西宽约 37 km,总面积 91 333 hm<sup>2</sup>。大陆性季风气候,平均气温为 2℃,1 月平均气温为 -20.8℃,7 月平均气温为 19.5℃。无霜期只有 85 d 左右。年平均降水量为 450 mm,比周围草原高出近 100 mm。年平均蒸发量 1 500~1 900 mm,比降水量高出 3 倍左右。年平均风速为 3.4~4.3 m·s<sup>-1</sup>,年平均 8 级以上的大风日数为 40~80 d,最大风速为 24~28 m·s<sup>-1</sup><sup>[14]</sup>。

在对罕山国家级自然保护区进行全面踏查的基础上,选择不同的群落类型进行野外群落学调查。在罕山自然保护区,分布着山杨(*Populus davidiana*)群落、白桦(*Betula platyphylla*)群落、黑桦(*B. dahurica*)群落和蒙椴(*Tilia mongolica*)群落。在不同群落类型内进行野外群落学调查,对优势种进行年龄结构分析、静态生命表的编制及存活曲线、死亡率曲线、消失率曲线和危险率函数曲线绘制。

## 2 材料与方法

### 2.1 调查方法

2014 年 6—9 月,在罕山自然保护区的不同群落类型内,每种群落类型选择 15 个 20 m×20 m 调查样地,4 种群落类型共 60 个样地。每个 20 m×20 m 样地划分为 16 个 5 m×5 m 的小样方,在其中进行木本植物的调查,分别测量乔木坐标、胸径、树高、冠幅、枝下高,测量灌木高度、基径和冠幅。在上述调查完成后再测定各样地的坡向、坡度、坡位、海拔高度等环境因子。

### 2.2 年龄结构分析方法

年龄结构是种群的重要特征,它可以提供种群过去及现在的更新状况<sup>[15]</sup>。种群年龄结构的分析是探索种群动态的有效方法。许多学者在研究中用大小(径级)结构分析法替代年龄结构,效果好<sup>[16-21]</sup>。根据样地调查所得胸径数据资料,结合各个优势种生活史特点,将山杨和蒙椴种群划分为 8 个径级,白桦和黑桦种群划分为 9 个径级。第 1 径级胸径为 0~4 cm,之后每级间隔 4 cm,即 4~8 cm 为第 2 径级,8~12 cm 为第 3 径级,以此类推。以径级代表龄级,即第 1 径级对应第 1 龄级,第 2 径级对应第 2 龄级,以此类推,统计各龄级株数,分别编制山杨种群、白桦种群、黑桦种群和蒙椴种群的静态生命表。

### 2.3 静态生命表

静态生命表一般包含如下内容: $x$  是单位时间年龄等级的中值; $a_x$ ,在  $x$  龄级内现有个体数; $l_x$ ,在  $x$  龄级开始时标准化存活个体数(一般转化为 1 000); $d_x$ ,从  $x$  到  $x+1$  龄级间隔期内标准化死亡数; $q_x$ ,从  $x$  到  $x+1$  龄级间隔期间死亡率; $L_x$ ,从  $x$  到  $x+1$  龄级间隔期间还存活的个体数; $T_x$ ,从  $x$  龄级到超过  $x$  龄级的个体总数; $e_x$ ,进入  $x$  龄级个体的生命期望寿命; $K_x$ ,消失率(损失度)。生命表中各项是相互关联的,可以通过实测值求得,其关系为: $l_x = a_x/a_0 \times 1\ 000$ ;  $d_x = l_x - l_{x+1}$ ;  $q_x = d_x/l_x$ ;  $L_x = (l_x + l_{x+1})/2$ ;  $T_x = \sum L_x$ ;  $e_x = T_x/l_x$ ;  $K_x = \ln l_x - \ln l_{x+1}$ 。

### 2.4 生存分析方法

为了更好地分析罕山自然保护区山杨种群、白桦种群、黑桦种群和蒙椴种群的结构形式,阐明其生存规律,本研究引入生存分析中的 4 个函数用于 4 个种群生命动态分析,即生存函数  $S(t)$ 、积累死亡率函数  $F(t)$ 、死亡密度函数  $f(t)$ 、危险率函数  $\lambda(t)$ <sup>[11,22-23]</sup>。生命表这 4 个函数常用下列公式估算:

$$\hat{S}_i = \hat{p}_1 \hat{p}_2 \cdots \hat{p}_i (\hat{p}_i \text{ 为存活频度}) \hat{F}_i = 1 - \hat{S}_i \quad (2)$$

$$\hat{f}_i(t_i)=\frac{\hat{S}_{i-1}-\hat{S}_i}{h_i}=\frac{\hat{S}_{i-1}\hat{q}_i}{h_i}$$

$(h_i \text{ 为区间长度}, \hat{q}_i \text{ 为死亡频率})$ (3)

$$\hat{\lambda}(t_i)=\frac{2\hat{q}_i}{h_i(1+\hat{p}_i)}$$

(4)

3 结果与分析

3.1 种群的径级结构

年龄结构是种群的重要特征之一,种群年龄结构的分析是探索种群动态的有效方法。由于乔木种群个体年龄难于确定,所以采用以立木胸径代替年龄对罕山自然保护区山杨种群、白桦种群、黑桦种群和蒙椴种群的年龄结构进行分析,结果如图 1。从图 1 可以看出,山杨种群、白桦种群、黑桦种群和蒙椴种群 I 级树木个体数量最多,分别占总数的 56.39%、48.66%、40.22%和 64.95%,随着径级的增大,株数在下降。总体来看,4 个种群径级结构均呈倒“J”型分布,表现为增长型种群,说明其更新良好。

3.2 生命表

根据静态生命表的编制方法和样地调查数据,编制 4 个种群的静态生命表。由表 1~表 4 可知 4 个种群个体的存活数都随着年龄的增加而降低,但其死亡的强度或速率并不一致。白桦种群、黑桦种群为 9 个龄级,山杨、蒙椴种群为 8 个龄级。

3.3 存活曲线

存活曲线能够反映种群个体在各年龄级的存活

状况,依据存活个体数即可推算特定龄级的死亡率。Deevey 把存活曲线分成 3 种类型,I 型(又称 A 型)存活曲线呈凸型,表示种群的大多数个体均能实现其平均的生理寿命,在达到平均寿命时,几乎同时死亡;II 型(又称 B 型)存活曲线呈对角线型,表示各龄级具有相同的死亡率;III 型(又称 C 型)存活曲线呈凹型,表示幼体死亡率高,以后的死亡率低而稳定<sup>[24]</sup>。本研究以径级为横坐标,以存活数量为纵坐标,绘得山杨种群、白桦种群、黑桦种群和蒙椴种群的存活曲线图(图 2A)。选用 2 种数学模型对 Deevey II 型和 Deevey III 型进行检验,即用指数方程  $Y=ae^{bx}$  用以描述 Deevey II 型存活曲线,幂函数  $Y=ax^b$  用以描述 Deevey III 型存活曲线<sup>[8-9,25-26]</sup>,运用 SPSS 统计软件进行拟合建立相应模型,采用指数模型的  $F$  检验及相关指数  $R$  值检验,结果表明 4 个种群的存活曲线为 Deevey II 型,即表明 4 个种群目前总体上正处于一种动态稳定状态。

3.4 死亡率和消失率曲线

以死亡率( $q_x$ )和消失率( $K_x$ )为纵坐标,以龄级为横坐标,绘得种群的死亡率曲线和消失率曲线(图 2B 和 2C)。并计算出 4 个种群在 7 龄级时的总亏损度( $K_{total}$ )。结果为蒙椴(7.820)>山杨(7.721)>黑桦(5.544)>白桦(4.646)。这与 4 个种群的年龄级数不同有相似之处,蒙椴和山杨龄级最少,所以总亏损度大于黑桦和白桦种群。从图 2B 和 2C 可以

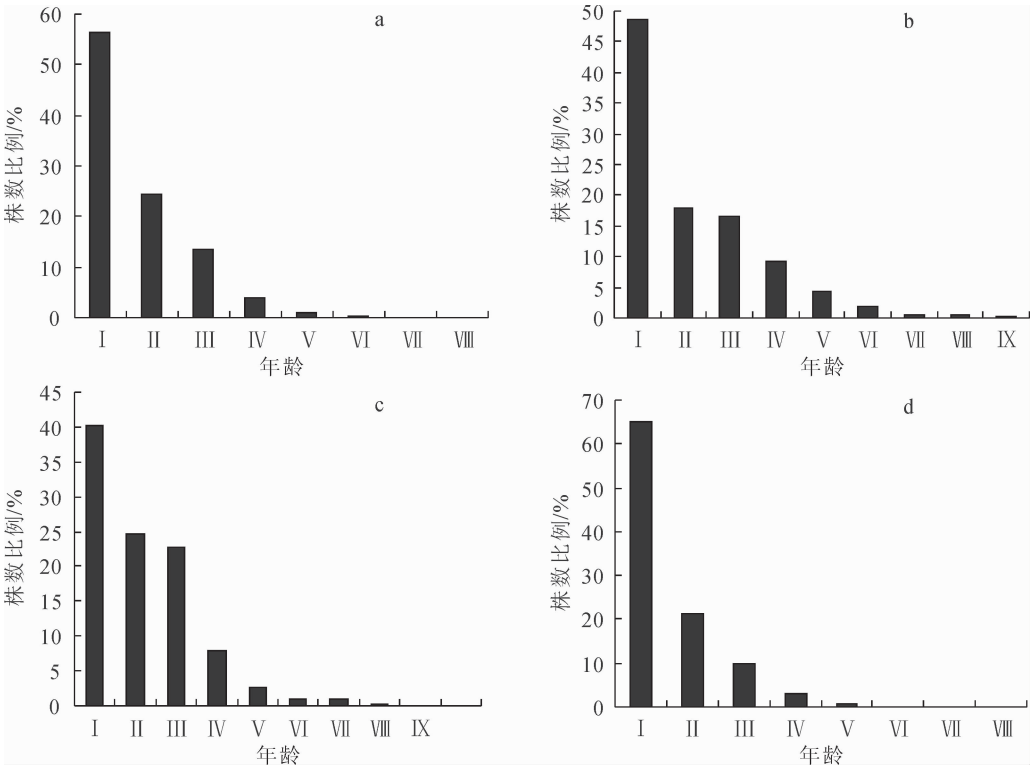


图 1 山杨(a)、白桦(b)、黑桦(c)和蒙椴(d)种群年龄结构

Fig. 1 Age structure of *P. davidiana*(a), *B. platyphylla*(b), *B. dahurica*(c) and *T. mongolica*(d) population

表 1 山杨种群的静态生命表

Table 1 Static life table of *P. davidiana* population

龄级	径级	组中值	$a_x$	$l_x$	$\ln l_x$	$d_x$	$q_x$	$L_x$	$T_x$	$e_x$	$k_x$	生存率 $S(t)$	死亡率 $F(t)$	死亡密度 $f(t)$	危险率 $\lambda(t)$
I	0~4	2	2 256	1 000	6.908	565	0.565	718	1 273	1.273	0.832	0.435	0.565	0.141	0.197
II	4~8	6	982	435	6.076	196	0.451	337	556	1.277	0.600	0.239	0.761	0.049	0.146
III	8~12	10	539	239	5.476	168	0.703	155	219	0.916	1.215	0.071	0.929	0.042	0.271
IV	12~16	14	160	71	4.262	51	0.725	45	64	0.900	1.291	0.020	0.980	0.013	0.284
V	16~20	18	44	20	2.971	13	0.659	13	19	0.955	1.076	0.007	0.993	0.003	0.246
VI	20~24	22	15	7	1.894	5	0.733	4	6	0.833	1.322	0.002	0.998	0.001	0.289
VII	24~28	26	4	2	0.573	1	0.750	1	1	0.750	1.386	0.000	1.000	0.000	0.300
VIII	28~32	30	1	0	-0.814	—	—	0	0	0.500	—	0.000	1.000	0.000	0.500

表 2 白桦种群的静态生命表

Table 2 Static life table of *B. platyphylla* population

龄级	径级	组中值	$a_x$	$l_x$	$\ln l_x$	$d_x$	$q_x$	$L_x$	$T_x$	$e_x$	$k_x$	生存率 $S(t)$	死亡率 $F(t)$	死亡密度 $f(t)$	危险率 $\lambda(t)$
I	0~4	2	729	1 000	6.908	631	0.631	684	1 555	1.555	0.997	0.369	0.631	0.158	0.230
II	4~8	6	269	369	5.911	29	0.078	355	870	2.359	0.081	0.340	0.660	0.007	0.020
III	8~12	10	248	340	5.830	150	0.440	265	516	1.516	0.579	0.191	0.809	0.037	0.141
IV	12~16	14	139	191	5.251	102	0.532	140	250	1.313	0.760	0.089	0.911	0.025	0.181
V	16~20	18	65	89	4.490	51	0.569	64	110	1.238	0.842	0.038	0.962	0.013	0.199
VI	20~24	22	28	38	3.648	25	0.643	26	47	1.214	1.030	0.014	0.986	0.006	0.237
VII	24~28	26	10	14	2.619	4	0.300	12	21	1.500	0.357	0.010	0.990	0.001	0.088
VIII	28~32	30	7	10	2.262	5	0.571	7	9	0.929	0.847	0.004	0.996	0.001	0.200
IX	32~36	34	3	4	1.415	—	—	2	2	0.500	1.415	0.000	1.000	0.001	0.500

表 3 黑桦种群的静态生命表

Table 3 Static life table of *B. dahurica* population

龄级	径级	组中值	$a_x$	$l_x$	$\ln l_x$	$d_x$	$q_x$	$L_x$	$T_x$	$e_x$	$k_x$	生存率 $S(t)$	死亡率 $F(t)$	死亡密度 $f(t)$	危险率 $\lambda(t)$
I	0~4	2	767	1 000	6.908	390	0.390	805	1 986	1.986	0.494	0.610	0.390	0.097	0.121
II	4~8	6	468	610	6.414	43	0.071	589	1 181	1.936	0.073	0.567	0.433	0.011	0.018
III	8~12	10	435	567	6.341	373	0.657	381	593	1.045	1.071	0.194	0.806	0.093	0.245
IV	12~16	14	149	194	5.269	132	0.678	128	212	1.091	1.133	0.063	0.937	0.033	0.256
V	16~20	18	48	63	4.136	37	0.583	44	83	1.333	0.875	0.026	0.974	0.009	0.206
VI	20~24	22	20	26	3.261	5	0.200	23	39	1.500	0.223	0.021	0.979	0.001	0.056
VII	24~28	26	16	21	3.038	17	0.813	12	16	0.750	1.674	0.004	0.996	0.004	0.342
VIII	28~32	30	3	4	1.364	3	0.667	3	3	0.833	1.099	0.001	0.999	0.001	0.250
IX	32~36	34	1	1	0.265	—	—	1	1	0.500	0.265	0.000	1.000	0.000	0.500

表 4 蒙椴种群的静态生命表

Table 4 Static life table of *T. mongolica* population

龄级	径级	组中值	$a_x$	$l_x$	$\ln l_x$	$d_x$	$q_x$	$L_x$	$T_x$	$e_x$	$k_x$	生存率 $S(t)$	死亡率 $F(t)$	死亡密度 $f(t)$	危险率 $\lambda(t)$
I	0~4	2	2 491	1 000	6.908	671	0.671	664	1 041	1.041	1.112	0.329	0.671	0.168	0.253
II	4~8	6	819	329	5.795	177	0.537	240	376	1.145	0.771	0.152	0.848	0.044	0.184
III	8~12	10	379	152	5.025	106	0.697	99	136	0.893	1.193	0.046	0.954	0.026	0.267
IV	12~16	14	115	46	3.832	35	0.765	29	37	0.796	1.449	0.011	0.989	0.009	0.310
V	16~20	18	27	11	2.383	9	0.852	6	8	0.759	1.910	0.002	0.998	0.002	0.371
VI	20~24	22	4	2	0.474	1	0.500	1	2	1.250	0.693	0.001	0.999	0.000	0.167
VII	24~28	26	2	1	—	0	0.500	1	1	1.000	0.693	0.000	1.000	0.000	0.167
VIII	28~32	30	1	0	—	—	—	0	0	0.500	—	0.000	1.000	0.000	0.500

看出,死亡率与消失率曲线变化趋势基本一致。山杨、黑桦种群的死亡率在第 1 龄级相对较高,第 2 龄级最低,随着龄级的增加,呈现增加的趋势,到了第 5(山杨)和第 6(黑桦)龄级又降低,在第 7 龄级死亡率达到最高;白桦种群死亡率在第 1 龄级较高,第 2 龄级最低,随着龄级的增加,呈现增加的趋势,在第 6 龄级达到最高;蒙椴种群死亡率在第 1 龄级相对较高,第 2 龄级降低,随着龄级增加呈现增加的趋势。

势,在第 5 龄级达到最大。总体来说,山杨、黑桦种群死亡高峰在第 7 龄级;白桦种群的死亡高峰在第 6、第 1 龄级;蒙椴种群的死亡高峰在第 5 龄级。罕山自然保护区 4 个种群死亡高峰出现在以下 3 个阶段:幼年阶段、成年阶段、老年阶段。在罕山自然保护区,4 个种群幼苗幼树都非常丰富,第 1 龄级死亡率高,说明环境筛选强度大,只有少数幼苗幼树能通过筛选进入第 2 龄级;在成年期,树木生长良好,对阳光、水分等资源的需求加大,种内竞争增大,出现死亡高峰;而在老年阶段的死亡高峰,则是由于种群进入生理死亡年龄而产生,种群个体迅速消亡。

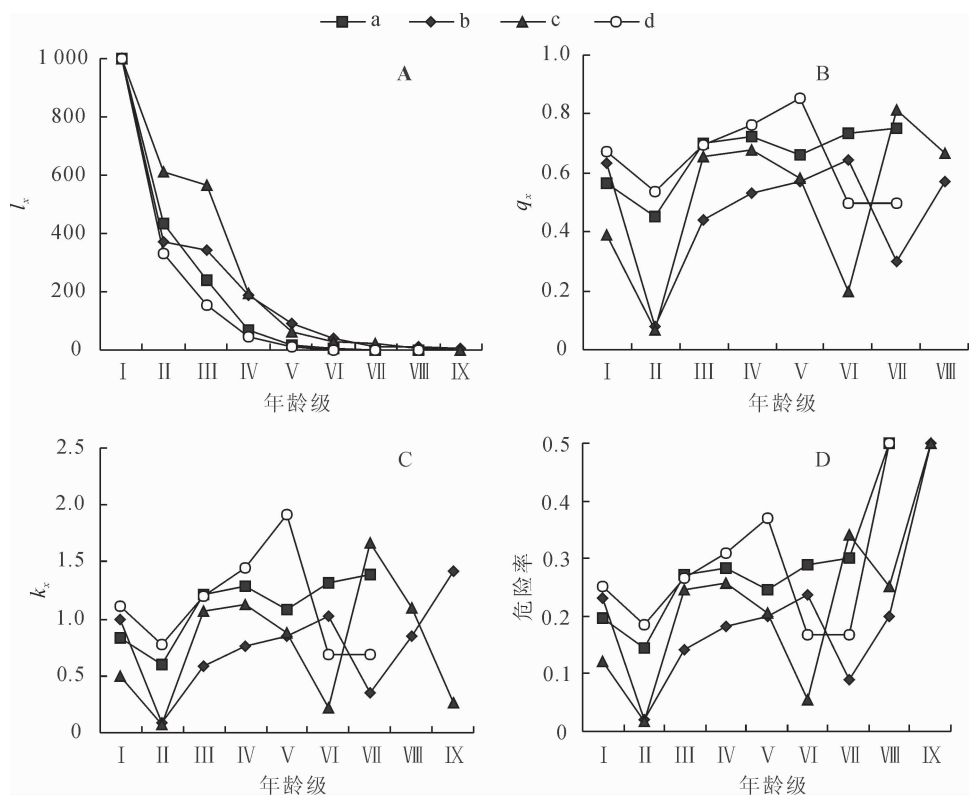


图 2 山杨(a)、白桦(b)、黑桦(c)和蒙椴(d)种群的存活曲线(A)、死亡率曲线(B)、消失率曲线(C)和危险率函数曲线(D)

Fig. 2 Survival curve(A), mortality rate curve(B),  $k_x$  value curve(C), and hazard rate function curve(D) of *P. davidiana*(a), *B. platyphylla*(b), *B. dahurica*(c) and *T. mongolica*(d) population

4 结论与讨论

种群的年龄结构、生命表、存活曲线、死亡率曲线是种群生物学特性与环境因素共同作用的结果<sup>[27]</sup>。对于长命多年生植物种群,应用空间差异代替时间变化的方法来研究其动态具有实际意义,年龄结构和静态生命表都是基于现有调查数据,能够反映种群的基本属性,结果符合种群的自然动态<sup>[12,28]</sup>。种群的存活曲线有 Deevey I、Deevey II 和 Deevey III 3 种类型,所绘制的存活曲线到底属于哪种类型,大多凭存活率对比确定,缺乏科学的检验方法。本研究采用 Hett 和 Loucks 的检验估算方法,即指数方程式  $Y = ae^{bx}$  用于描述 Deevey II 型曲线,

3.5 生存分析

根据 4 个生存函数的估计值(表 1~表 4)可知种群死亡率与危险率动态趋势基本相似。种群死亡率单调增加,生存率单调下降。其增加或下降幅度是前期高于后期,说明 4 个种群说明种群前期死亡率高,而种群后期则相对稳定。4 个函数估计值说明罕山自然保护区 4 个优势种群具有前期锐减、中期稳定、后期衰退的特点,仅以 5 个地区的危险率函数值作图(图 2D)为例,同死亡率曲线相比,结果是一致的。

幂函数式  $Y = ax^b$  描述 Deevey III 型曲线,并进行  $F$  检验和相关性检验,有一定的可取之处。存活曲线分析表明,山杨、白桦、黑桦和蒙椴的存活曲线均为 Deevey II 型,即其种群目前总体上正处于一种动态稳定状态。在罕山自然保护区,白桦和黑桦种群年龄结构为 9 个龄级,山杨和蒙椴种群年龄结构为 8 个龄级。但无论是白桦、黑桦,还是山杨、蒙椴种群幼苗幼树都较丰富,更新都较好,说明近年来对罕山自然保护区保护力度较大,效果显著。但从长远角度,应该建立固定样地对保护区进行长期、定位监测,每隔 5~10 a 对固定样地调查、复测,动、静结合,效果会更好。

前人应用生存分析理论研究了南方铁杉

(*Tsuga tchekiangensis*)、银杏(*Ginkgo biloba*)等珍稀种群的结构与动态变化,表明其在种群生命表分析中有着很高的实际应用价值,在说明种群结构与动态变化上显得更合理、直观具体<sup>[10,22]</sup>。应用生存函数对山杨、白桦、黑桦和蒙椴种群分析表明,危险率曲线呈波浪状,变动幅度较大,生存率函数与存活曲线的变化形式基本一致。生存率及积累死亡率曲线则反映了种群在特定径级上的生存及死亡率。4个函数的应用说明生存分析理论在生态学中具有广泛应用前景。

参考文献:

[1] OBIANG N L E, NGOMANDA A, HYMAS O, *et al.* Diagnosing the demographic balance of two light-demanding tree species populations in central Africa from their diameter distribution[J]. *Forest Ecology and Management*, 2014, 313: 55-62.

[2] MWAVU E N, WITKOWSKI Ed T F. Population structure and regeneration of multiple-use tree species in a semi-deciduous African tropical rainforest: Implications for primate conservation[J]. *Forest Ecology and Management*, 2009, 258(5): 840-849.

[3] COLES J J, DECKER K L, NAUMANN T S. Ecology and population dynamics of *Sclerocactus mesae-verdae* (BOISSEV. & C. DAVIDSON) L. D. Benson[J]. *Western North American Naturalist*, 2012, 72: 311-322.

[4] GERHARDT K, TODD C. Natural regeneration and population dynamics of the tree *Afzelia quanzensis* in woodlands in southern Africa[J]. *African Journal of Ecology*, 2009, 47: 583-591.

[5] HELM C V, WITKOWSKI E T F. Characterising wide spatial variation in population size structure of a keystone African savanna tree[J]. *Forest Ecology and Management*, 2012, 263: 175-188.

[6] 王巍, 刘灿然, 马克平, 等. 东灵山两个落叶阔叶林中辽东栎种群结构和动态[J]. *植物学报*, 1999, 41(4): 425-432.

[7] ARMESTO J J, CASASSA I, DOLLENZ O. Age structure and dynamics of Patagonian beech forests in Torres del Paine National Park, Chile[J]. *Plant Ecology*, 1992, 98: 13-22.

[8] 吴承祯, 洪伟, 谢金寿, 等. 珍稀濒危植物长苞铁杉种群生命表分析[J]. *应用生态学报*, 2000, 11(3): 333-336.

WU C Z, HONG W, XIE J S, *et al.* Life table analysis of *Tsuga longibracteata* population[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2000, 11(3): 333-336. (in Chinese)

[9] 郭子强, 卢杰, 罗大庆, 等. 西藏色季拉山阳坡林线方枝柏种群结构特征研究[J]. *西北林学院学报*, 2010, 25(2): 15-18.

GUO Z Q, LU J, LUO D Q, *et al.* Ecological characteristics of *Sabina saltuaria* population at the Timberline ectone on the sunny slope of the Sejila Mountain[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2010, 25(2): 15-18. (in Chinese)

[10] 张志祥, 刘鹏, 蔡妙珍, 等. 九龙山珍稀濒危植物南方铁杉种群数量动态[J]. *植物生态学报*, 2008, 32(5): 1146-1156.

ZHANG Z X, LIU P, CAI M Z, *et al.* Population quantitative

characteristics and dynamics of rare and endangered *Tsuga tchekiangensis* in Jiulongshan nature reserve of China[J]. *Journal of Plant Ecology*, 2008, 32(5): 1146-1156. (in Chinese)

[11] 杨凤翔, 王顺庆, 徐海根, 等. 生存分析理论及其在研究生命表中的应用[J]. *生态学报*, 1991, 11(2): 154-158.

YANG F X, WANG S Q, XU H G, *et al.* The theory of survival analysis and its application to life table[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 1991, 11(2): 154-158. (in Chinese)

[12] 刘建泉, 孙建忠, 杨开恩, 等. 东大河林区青海云杉种群结构与动态[J]. *西北林学院学报*, 2012, 27(2): 18-21.

LIU J Q, SUN J Z, YANG K E, *et al.* Structure and dynamics of *Picea crassifolia* population in Dongdahe forest area of Qilian Mountains nature reserve[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2012, 27(2): 18-21. (in Chinese)

[13] 卢杰, 郭其强, 郑维列, 等. 藏东南高山松种群结构及动态特征[J]. *林业科学*, 2013, 49(8): 154-160.

LU J, GUO Q Q, ZHENG W L, *et al.* Population structure and dynamic characteristics of *Pinus densata* in southeast Tibet[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2013, 49(8): 154-160. (in Chinese)

[14] 孔繁德, 魏国印. 特金罕山森林生态系统自然保护区规划研究[J]. *中国环境管理干部学院学报*, 2000, 10(3/4): 102-114.

KONG F D, WEI G Y. Study on planning forest ecology system natural reserve of Tejinhan Hill in Zhalute County, Tongliao City, Inner Mongolia[J]. *Journal of EMCC*, 2000, 10(3/4): 102-114. (in Chinese)

[15] AGREN J, ZACKRISSON O. Age and size structure of *Pinus Sylvestris* populations on mires in central and northern Sweden [J]. *The Journal of Ecology*, 1990, 78: 1049-1062.

[16] LORIMER C G. Age structure and disturbance history of a southern Appalachian virgin forest [J]. *Ecology*, 1980, 61: 1169-1184.

[17] KNOWLES P, GRANT M C. Age and size structure analyses of engelmann spruce, ponderosa pine, lodgepole pine, and limber pine in Colorado[J]. *Ecology*, 1983, 64: 1-9.

[18] PARKER A J, PEET R K. Size and age structure of conifers forests [J]. *Ecology*, 1984, 65: 1685-1689.

[19] JOHNSON J B. Stand structure and vegetation dynamics of a subalpine wooded fen in Rocky Mountain National Park, Colorado[J]. *Journal of Vegetation Science*, 1997, 8: 337-342.

[20] REBERTUS A J, VEBLEN T T. Structure and tree-fall gap dynamics of old-growth *Nothofagus* forests in Tierra del Fuego, Argentina [J]. *Journal of Vegetation Science*, 1993, 4: 641-654.

[21] 韩路, 王家强, 王海珍, 等. 塔里木河上游胡杨种群结构与动态[J]. *生态学报*, 2014, 34(16): 4640-4651.

[22] 李玲, 张光富, 王锐, 等. 天目山自然保护区银杏天然种群生命表[J]. *生态学杂志*, 2011, 30(1): 53-58.

[23] 张兴旺, 张小平, 郭传友, 等. 安徽皇藏峪自然保护区青檀种群数量动态[J]. *生态学杂志*, 2012, 31(2): 282-291.

[24] DEEVEY E S. Life tables for natural populations of animals [J]. *The Quarterly Review of Biology*, 1947, 22: 283-314.

学院学报,1992,12 (3):33-38.

[5] 刘景芳,童书振. 杉木林经营新技术[J]. 世界林业研究,1996, 9;6-24.

[6] 刘洪愕. 关于森林生物量及其研究[J]. 浙江林学院科技通讯, 1981(2):67-77.

[7] SIMPSON I J, THURTELL G W, NEUMANN H H, *et al.* The validity of similarity theory in the roughness sublayer above forests[J]. *Boundary Layer Meteorology*, 1998, 87: 69-99.

[8] 张建国,段爱国,童书振. 林分直径结构模拟与预测研究概述[J]. 林业科学研究,2004,17(6):787-795.  
ZHANG J G, DUAN A G, TONG S Z. Review on the modeling and prediction of stand diameter structure[J]. *Forest Research*, 2004, 17(6): 787-795. (in Chinese)

[9] 张建国,段爱国. 理论生长方程对杉木人工林林分直径结构的模拟研究[J]. 林业科学,2003,39 (6):55-61.  
ZHANG J G, DUAN A G. Approach to theoretical growth equations for modelling stands diameter structure of Chinese fir plantations[J]. *Scientia Silvae Sinica*, 2003, 39 (6): 55-61. (in Chinese)

[10] 袁晓红,李际平. 杉木人工林南北坡向树高-胸径生长曲线研究[J]. 西北林学院学报,2012,27(2):180-183.  
YUAN X H, LI J P. Height, DBH growth models of fir artificial forest on northern and southern slopes[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2012, 27 (2): 180-183. (in Chinese)

[11] APPS M J, KURZ W A. The role of Canadian forests in the global carbon budget[C]//KANNINEN M. Carbon balance of the world's forest ecosystems: towards a global assessment. Helsinki: Publications of Academy of Finland, 1994: 14-39.

[12] PIELKEJR R A, CONANT R T. Best practices in prediction for decision-making: lessons from the atmospheric and earth sciences[J]. *Ecology*, 2003, 84(6): 1351 -1358.

[13] 肖东耀,廖超英,杨晓娟,等. 太白山北坡太白红杉(*Larix chinensis*)胸径生长规律研究[J]. 西北林学院学报,2012, 27 (4):194-198.  
XIAO D Y, LIAO C Y, YANG X J, *et al.* Regularities of DBH growth of *Larix chinensis* in the north slope of Taibai Mountain[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2012, 27 (4):194-198. (in Chinese)

[14] 刘平,马履一,贾黎明,等. 油松人工林单木树高生长模型研究[J]. 林业资源管理,2008(5):50-56.

[15] 韩文轩,方精云. 相关生长关系与生态学研究中的尺度转换[J]. 北京大学学报:自然科学版,2003,39(4):583-593.  
HAN W X, FANG J Y. Allometry and its application in ecological scaling[J]. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis*, 2003, 39(4): 583-593. (in Chinese)

[16] 涂宏涛,孙玉军,刘素真,等. 福建将乐灌木生物量模型研究[J]. 西北林学院学报,2015,30(4):89-93.  
TU H T, SUN Y J, LIU S Z, *et al.* Establishment of the models on shrub biomass in Jiangle forest farm, Fujian[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2015, 30 (4): 89-93. (in Chinese)

[17] 李春明,张会儒. 利用非线性混合模型模拟杉木林优势木平均高[J]. 林业科学,2010,46(3):89-95.  
LI C M, ZHANG H R. Modeling dominant height for Chinese fir plantation using a nonlinear mixed-Effects modeling approach[J]. *Scientia Silvae Sinica*, 2010, 46 (3): 89-95. (in Chinese)

[18] 魏晓慧,孙玉军,马炜. 基于 Richards 方程的杉木树高生长模型[J]. 浙江农林大学学报,2012,29(5):661-666.

[19] 刘丽颖,张绍轩,任佳佳,等. 30 年生不同生长势杉木的胸径和树高的生长动态[J]. 西北林学院学报,2014,29(6):171-175.  
LIU L Y, ZHANG S X, REN J J, *et al.* DBH and tree height growth dynamics of *Cunninghamia lanceolata* of different growth degree[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2014, 29(6): 171-175.

[20] 谢汝根,2 个杉木优良品种不同造林密度效果初探[J]. 福建林业科技,2011,38(2):73-76.

[21] 孟宪宇. 测树学[M]. 2 版. 北京:中国林业出版社,1996:66-95.

[22] 曾翀,雷相东,刘宪钊,等. 落叶松云冷杉林单木树高曲线的研究[J]. 林业科学研究,2009,22(2):182-189.

[23] 彭小勇. 闽北杉木人工林地上部分生物量模型的研究[D]. 福州:福建农林大学,2007.

[24] 胥辉. 立木生物量模型构建及估计方法的研究[D]. 北京:北京林业大学,1998.

[25] 宁波. 樟子松人工林结构动态及生物量的研究[D]. 哈尔滨:东北林业大学,2007.

(上接第 175 页)

[25] 张婕,上官铁梁,段毅豪,等. 灵空山辽东栎种群年龄结构与动态[J]. 应用生态学报,2014,25(11):3125-3130.

[26] 解婷婷,苏培玺,周紫鹃,等. 荒漠绿洲过渡带沙拐枣种群结构及动态特征[J]. 生态学报,2014,34(15):4272-4279.

[27] 谢宗强,陈伟烈,路鹏,等. 濒危植物银杉的种群统计与年龄结构[J]. 生态学报,1999,19(4):523-528.

[28] 张钦弟,张金屯,苏日古嘎,等. 庞泉沟自然保护区华北落叶松种群生命表与谱分析[J]. 应用与环境生物学报,2010,16(1): 1-6.  
ZHANG Q D, ZHANG J T, SURIGUGA, *et al.* Life table and spectral analysis of *Larix principis-rupprechtii* population in the Pangquangou nature reserve[J]. *Chin. J. Appl. Environ. Biol.*, 2010, 16(1): 1-6. (in Chinese)