

秦岭西段天然油松种群的数量特征研究^{*}

蔺雨阳¹, 王得祥², 雷瑞德², 雍小华¹

(1. 西北农林科技大学 资源与环境学院, 陕西 杨陵 712100; 2. 西北农林科技大学 林学院, 陕西 杨陵 712100)

摘要: 秦岭是我国南北气候和植被过渡带, 油松群落是顶级群落之一, 研究油松种群表现出来的特有结构和生命周期, 将有助于深入理解在该区域油松能够成为主要建群种之一的机理。根据对秦岭西段油松种群的调查资料, 利用生存分析理论, 编制静态生命表, 绘制生存曲线和死亡率曲线, 同时应用谱分析方法分析种群数量的动态变化。结果表明: (1) 油松种群存活曲线符合 Deevey 型, 阳坡油松由于密度效应会导致种群自疏, 出现“一张一弛”现象, 阴坡油松种群在弱光照的胁迫下, 弱化了密度效应的作用; (2) 油松种群死亡率的波动周期为 15 a, 在时间格局上也一致, 这对油松林的可持续经营具有理论参考价值; (3) 谱分析表明不同坡向的油松种群生长周期不同 (阳坡 > 阴坡), 同时大周期内有小周期的波动。可见油松种群本身在结构上存在内调节机制, 用以有效配置资源形成稳定种群。其研究结果有助于从种群学角度上解释油松群落成为顶级群落的稳定性。

关键词: 种群统计; 生命表; 生存分析; 谱分析; 油松

中图分类号: S718.542

文献标识码: A

文章编号: 1005-3409(2009)04-0180-06

Study on the Characteristics of *Pinus tabulaeformis* Carr. Population on the Western Section of Qinling Mountains

LIN Yu-yang¹, WANG De-xiang², LEI Rui-de², YONG Xiao-hua¹

(1. College of Resources and Environment, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 2. College of Forestry, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: Based on the investigation data on *Pinus tabulaeformis* Carr. population in the western section of Qinling Mountains, the theory of survival analysis and the method of spectral analysis, the static life table, the curves of survival and mortality rate were drawn in this paper. Meanwhile, authors also analyzed the population dynamics by the method of spectral analysis. The results showed that the curve of survival generally tended to the Deevey type, and the competition would lead to self-thinning of the population by different degree. The fluctuation period of mortality was 15 year in all aspects and the temporal pattern was same. However, spectral analysis showed the fluctuation period of survival was different between sunny and shady slope (Sunny > Shady), and the minor period existed in the main period. In conclusion, the structure of *Pinus tabulaeformis* Carr. population could keep stable through the efficient resource allocation adjusted by interior mechanism.

Key words: population statistics; life table; survival analysis; spectral analysis; *Pinus tabulaeformis* Carr.

种群动态 (Population dynamics) 作为种群生态学的核心, 用以研究种群大小、数量在时间、空间上的变化规律^[1]。对森林群落而言, 种群年龄结构指的是森林中树木数量按年龄分布的状况, 它是林木更新过程长短和更新过程快慢的反映^[2-3], 有关种群

年龄结构的统计与分析, 特别是那些包括了老龄活树和死树的调查^[3], 能够反映种群的结构动态和种群所经受的重大干扰事件^[4-6]。生命表和存活曲线是研究种群数量动态变化和进行种群统计的重要工具, 生命表结构的建立和分析是解释种群变化的前

^{*} 收稿日期: 2008-02-23

基金项目: 国家科技部科技基础专项秦巴山区生态群落及野生种质资源调查 (2007FY110800); 秦岭生态站及其所在省区森林生态质量状况评估技术项目资助 (2006BAD03A0702/wb04)

作者简介: 蔺雨阳 (1984 -), 男, 甘肃定西人, 在读硕士, 主要从事森林生态和群落学的研究。E-mail: yuyang_lin @163.com

通信作者: 王得祥 (1966 -), 男, 青海乐都人, 教授, 博士生导师, 主要从事森林生态和森林可持续经营教学和研究。E-mail: wangdx @126.com

提,而生命表结构又是这一分析的首要工作,存活曲线是研究种群存活状况常见而又直观的方法。通过对种群生命表的编制可得死亡率、损失率等重要参数,从而可为种群数量统计提供更多的信息^[7]。秦岭天然油松种群生态学研究报道较少^[8-10],研究该种群在秦岭西段,表现出来的特有结构和生命周期,将有助于深入理解油松能够成为主要的建群种之一的机理,从而为合理的经营和保护提供依据。

研究采用“空间推时间”、“横向导纵向”的方法,进行时间序列预测不同环境下的种群变化趋势,探讨油松种群结构特征及数量动态变化,同时应用谱分析的方法来分析其种群生长的周期性变化。试图从种群学的角度探讨油松群落成为当地顶级群落的一些机理。这不仅为环境因素影响而引起油松种群结构改变时,进行合理的人为干预提供理论基础,有助于从种群学的角度解释油松成为顶级群落的原因,而且对于种群合理保护和增殖、恢复策略的制定具有重要的理论和实践意义。

1 研究区概况

研究在秦岭西段中山带油松的天然分布区域左家林区实地调查。地处甘肃省东南部,嘉陵江上游,徽成盆地,位于东经 106°12' - 106°34',北纬 33°30' - 34°15' 之间,是秦岭山区的山间盆地,平均海拔在 900 m 左右,生态条件比较脆弱,土层较厚,质地黏重。年平均温度 11.3℃,年气温最高值为 36.8℃,年气温最低值 - 15℃,年日照时数为 1 969.2 h,日

照率为 45%,空气相对湿度为 70%左右,年降雨量在 600~700 mm 之间,年最大降雨量 1 056.4 mm,最少降雨量 334.2 mm,全年无霜期 193 d。

土壤 pH 值一般在 6.5~7.5 之间,保水保土能力强,水土流失轻微,适于松类、杉类、桦类、栎类等林木生长。有木本植物 87 科 224 属 804 种,其中乔木 312 种,灌木 437 种,藤本 55 种,常绿植物 122 种。木本植物以壳斗科 (Fagaceae)、桦木科 (Betulaceae)、松科 (Pinaceae)、杨柳科 (Salicaceae)、榆科 (Ulmaceae)、槭科 (Aceraceae)、蔷薇科 (Rosaceae)、椴科 (Tiliaceae) 等为主。草本植物 158 科 726 属,以禾本科 (Gramineae)、菊科 (Compositae)、豆科 (Leguminosae)、毛茛科 (Ranunculaceae) 为主。

2 研究方法

2.1 样地调查方法

野外调查于 2008 年 8 - 9 月进行。经勘察后,共设置 10 个典型样地(阳坡 6 块,阴坡 4 块,表 1),总面积 4 000 m²。将每个 20 m ×20 m 样地分成 10 m ×10 m 样方对乔木层进行每木检尺,用瑞典 Vertex 超声波树木测高仪测得树高(m)和枝下高(m)、生长锥结合轮生枝测得树龄(a),记录胸径、冠幅以及郁闭度等。对于幼苗按更新层计测,测得地径、树龄等。同时进行灌木和草本的常规调查,记录每一植物种类的平均高度、平均基径、株数。用手持 GPS 和森林罗盘仪测量海拔、经纬度,测得坡度、坡向、坡位等环境因子^[12]。

表 1 样地环境因子统计表

样地	海拔/m	坡向/(°)	坡位	凋落物厚度/cm	土壤厚度/cm	湿度等级	坡度/(°)
1	1476	SW38(阳坡)	上	1.2	85	4.5	34
2	1416	SW35(阳坡)	上	2.8	60	4.8	33
3	1463	NW30(阴坡)	上	3.2	56	5.5	36
4	1435	NE27(阴坡)	中	3.2	68	5.8	34
5	1405	NW21(阴坡)	中下	2.9	76	6.2	38
6	1390	SE5(阳坡)	上	2.8	68	4.2	2
7	1352	SE15(阳坡)	中上	3.4	68	5	38
8	1329	SW10(阳坡)	中下	3.6	67	5.5	40
9	1307	SW43(阳坡)	下	3.1	90	3.2	43
10	1298	N(阴坡)	下	4.8	94	6.9	46

2.2 种群年龄结构分析方法

2.2.1 生命表编制 根据调查所得的不同年龄组的油松的个体数目,对原始调查数据进行一次数据平滑,得到 a_x 列,将初始年龄间隔的株数标准化为 1 000,其它各年龄级的数据均作相应的标准化处

理^[12-13]。编制的成油松种群的特定时间生命表见表 2,表 3。树木生长周期长,不可能追踪所有的个体命运。因此,为尽可能准确地反映油松的种群动态,只能通过现实不同年龄阶段的个体数量来推测种群时间上的动态过程^[1],将林木依树龄大小分级,每级

间隔 5 a,0~5 a 为第 I 龄级,5~10 a 为第 II 龄级,以此类推,统计各龄级株数,编制油松种群静态生命表,进而分析其动态变化。

2.2.2 谱分析方法 波动出现于所有的植被中,Veblen 等通过老龄林结构和动态分析认为,优势种的林冠更替是周期循环的,而不是一个连续发展过程。天然更新过程是不同林分或同一林分内不同年龄林木的更替过程。谱分析则是探讨这种分布的波动性和年龄更替过程的周期性有效的数学工具^[14]。油松种群天然更新过程的动态是通过油松不同龄级的株数分布波动表现的。因此,对油松种群进行数量动态的谱分析。谱分析是 Fourier 级数的展开,Fourier 证明过复杂的周期现象可以由不同振幅和

相应的谐波组成,写成正弦波形式如式(1)。

$$N_t = A_0 + \sum_{i=1}^n A_k \sin(k\omega t + \varphi_k)$$

(1)

式中: A_0 ——周期变化的平均; $A_k(k=1,2,3,\dots,p)$ ——各谐波的振幅,标志其所起的作用大小,其值的差异,反映了各周期作用的大小的差别; k ——谐波频率; φ_k ——谐波相角; N_t —— t 时刻种群大小^[11]。将种群各年龄个体分布视为一个时间系列 t ,以 X_t 表示 t 年龄序列时个体数; n ——系列总长度; $p=n/2$ 为谐波的总个体数为已知; T ——正弦波的基本周期即时间系列 t 的最长周期,即资料的总长度,这里 $t=n$ 是已知的。估计 Fourier 分解中的各个参数见文献[1]。

表 2 油松种群的特定时间生命表(阳坡)

X/a	$a_x/\text{株}$	l_x	$\ln l_x$	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x	$\ln d_x$
0~5	104	1000	6.908	471.154	0.471	764.423	2058.192	2.058	0.637
5~10	55	528.840	6.271	288.462	0.545	384.615	1293.769	2.446	0.788
10~15	25	240.380	5.482	28.846	0.120	225.962	909.154	3.782	0.128
15~20	22	211.530	5.354	19.231	0.091	201.923	683.192	3.230	0.095
20~25	20	192.308	5.259	67.308	0.350	158.654	481.269	2.503	0.431
25~30	13	125.000	4.828	19.231	0.154	115.385	322.615	2.581	0.167
30~35	11	105.769	4.661	9.615	0.091	100.962	207.231	1.959	0.095
35~40	10	96.154	4.566	67.308	0.700	62.500	106.269	1.105	1.204
40~45	3	28.846	3.362	9.615	0.333	24.038	43.769	1.517	0.405
45~50	2	19.231	2.957	9.615	0.500	14.423	19.731	1.026	0.693
50~55	1	9.615	2.263	8.615	0.896	5.308	5.308	0.552	2.263

表中各个参数的意义、单位和计算方法: X :树龄段(a); a_x : x 龄级开始时的实际存活的个体数; l_x : x 龄级开始时的标准化存活数,将初始年龄间隔的株数标准化为 1000; d_x :从 x 到 $x+1$ 期的标准化死亡数; q_x :各龄级的个体死亡率, $q_x=d_x/l_x$; L_x :从 x 到 $x+1$ 期的平均存活的个体数, $L_x=(l_x+l_{x+1})/2$; $T_x=L_x/q_x$; e_x :进入 x 龄级个体的平均生命期望, $e_x=T_x/L_x$;可以理解

3 结果与分析

3.1 生命表编制

油松种群的特定时间生命表(阳坡)如表 2 所示。从表中可以看出,油松种群的 e_x 值在 10~20 a 时达到最大,为 3.227,表明此阶段油松的的生存质量最高,这一年龄组的个体的期望寿命为: $3.227 \times 10=32$ a;油松在 10~30 a 之间的 e_x 值都相当高,表明油松在这一年龄阶段内都处于生理活动的旺盛期,生长比较迅速,能逐渐达到林冠层。但随着年龄的增长,林窗逐渐被郁闭,林中的生存环境质量下降, e_x 值也逐渐降低。当 $X=55$ a 时,这一年龄组的油松个体的期望寿命为: $0.5 \times 5=3$ a,因而在该群落中建群种油松极少量才能达到 60 a 以上的生理期望寿命。

而油松种群分布在阴坡时,其特定时间生命表

(如表 3 所示),可以明显看出该立地下油松种群的 e_x 值在 $X=5$ a 时达到最大, $e_x=2.7079$,可见在阴坡时油松的生存质量高的是幼苗,这个年龄组的油松耐荫能力较强,期望寿命 $2.7079 \times 5=13$ a。油松作为强阳性树种,在随着树龄的增加,定居在光照资源匮乏的阴坡油松要经历严峻的考验,过早的出现大规模的“自疏”现象, e_x 值持续走低,直至 $X=40$ a, e_x 值增大。这个 40 a 左右龄级的油松能够稳固地控制最上部的冠层,争取到了充足的光照,生存环境质量得到了改善。

3.2 油松种群存活曲线

Peal(1923)在对死亡率进行分类时,首先提出了种群存活曲线。Deevey(1947)随后把存活曲线分成 3 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;
型(又称 c 型)存活曲线呈凹型,表示幼体死亡率高,
以后的低而稳定。

研究以存活量 l_x 为纵坐标,以不同的年龄级作
横坐标,绘制存活曲线图(图 1)。据 Deevey 的划分,
由图得知,研究区的油松种群的存活曲线都应该属于
型。从图可以看出阴坡和阳坡油松种群的存活曲
线均为同一种类型,反应了油松种群整体的数量动态
变化趋势及结构特征。但是阴坡油松的存活曲线,有

偏向 型的趋势,即阴坡油松各龄级的死亡率差异较
之阳坡的小。随着油松种群随年龄的增大,各个阶段
死亡率不相同,幼树的死亡率居高。同时对比两个立
地油松种群存活曲线,各个阶段的存活状况不同,阳
坡油松种群较之阴坡的波动大。其中阳坡油松幼年
的存活值较之阴坡差异显著($P < 0.1$),阳坡油松幼苗
的存活较高,但是在生命表中,由于在编制过程中,统
一采用了初始年龄间隔的株数标准化为 1 000,在这
里却不能够很好的表达出来。

表 3 油松种群的特定时间生命表(阴坡)

X/a	$a_x/\text{株}$	l_x	$\ln l_x$	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x	$\ln d_x$
0~5	101	1000.0	6.908	128.713	0.129	935.644	2738.124	2.738	0.138
5~10	88	871.287	6.770	425.743	0.489	658.416	1802.480	2.069	0.671
10~15	45	445.545	6.099	108.911	0.244	391.089	1144.064	2.568	0.280
15~20	34	336.634	5.819	99.010	0.294	287.129	752.975	2.237	0.348
20~25	24	237.624	5.471	89.109	0.375	193.069	465.847	1.960	0.470
25~30	15	148.515	5.001	59.406	0.400	118.812	272.777	1.837	0.511
30~35	9	89.109	4.490	39.604	0.444	69.307	153.965	1.728	0.588
35~40	5	49.505	3.902	19.802	0.400	39.604	84.658	1.710	0.511
40~45	3	29.703	3.391	9.901	0.333	24.752	45.054	1.517	0.405
45~50	2	19.802	2.986	9.901	0.500	14.851	20.302	1.025	0.693
50~55	1	9.901	2.293	8.901	0.899	5.450	5.450	0.551	2.293

表中各个参数的意义、单位和计算方法同表 2。

阴坡油松幼苗存活数从 5~10 龄级阶段存活率
开始下降,至 $X = 40$ a 以后,达平衡稳定状态。很明
显地,阳坡油松会在 15~25 a 和 30~40 a 龄级阶段
存活率出现稳态,这是由油松的生物学特性所决定
的。油松在阳坡能够在经历幼苗的第一次激烈种内
竞争,出现连续 10 a(5~10 a)的持续自疏过程之
后,迎来生长旺盛的时期(15~25 a),密度效应的压
力减缓,出现存活率稳定的时期。在这一时期,油松
主要完成自我的快速生长,占据一部分油松在上次
的竞争淘汰留下来的资源空间。接着又出现一个短
暂的自疏期(5 a),随后又出现存活率稳定的时期。
可以判断阳坡的油松接受理想的光照,竞争压力
会导致种群自疏的“一张一弛”现象。该现象会反
复 2 次,经历时间 5~10 a 不等,而最后一次较大强
度的死亡同可能与植株活力、生理的衰退相关。从
而可以判断个体在特定群落环境下的生理年限死亡
和竞争淘汰死亡的临界年限。

分布于阴坡油松的种群则受到弱光照的胁迫,
群体对环境的敏感性加剧,弱化了密度效应的作用,
竞争压力单方面作用居于次要位置,幼龄更新苗在
随着年龄的增加,本身的耐荫能力逐渐丧失,在受到
弱光照的胁迫后,使得 10~15 a 年龄段的存活率趋
于直线下降。这个过程经历 30 a 之久,种群在 30~

40 a 出现一次自疏现象,之后出现一个短暂的旺盛
生长期(40~50 a),存活率稳定,直至油松个体老化
衰退期出现。

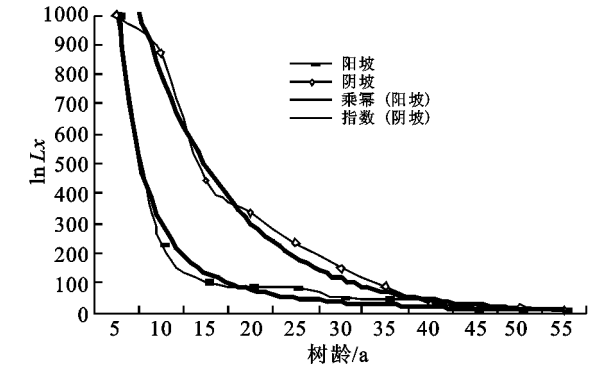


图 1 不同立地油松种群的存活曲线

3.3 油松种群死亡率曲线

以死亡率为纵坐标,以龄级为横坐标,绘制死
亡率曲线(图 2)。死亡率曲线反映了不同立地油松
种群死亡率的动态变化,阳坡油松种群都存在 4 个死
亡率高峰,而且呈周期出现($T = 15$ a)。而阴坡的油
松在 20~35 a 期间,周期性不明显。阴坡油松幼苗
比阳坡整体死亡率高($P < 0.01$),是因为光照条件
差异大,油松是强阳性树种,群体对环境的光照敏感
性差异较大。油松幼苗耐荫性强、生长好,而进入幼
树期,油松长势良好,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。反复出现此消彼长的动态变化,从而形成死亡周期。但是阴坡和阳坡在 50 a 后随着植株活力的衰退,死亡率持续走高,进入高死亡率期。

3.4 油松种群数量动态的谱分析

同样以“空间代时间”的方法将不同立地的油松划分龄级,得数据长度 n 即为龄级数,以 $n \times 5$ 代以基波的基本周期年限。利用谱分析中的公式计算各种情况下各个波形的振幅 $A_k(k=1,2,3,\dots,p;p=n/2)$,结果见表 4,表 4 中 n 为数据总长度; A_1 为基波; A_2-A_6 为各个谐波。每个谐波的周期分别是基本周期(相对于龄级)的 $1/2,1/3,\dots,1/p,A_k$ 值的大小差异反映了在各周期作用大小的差别。

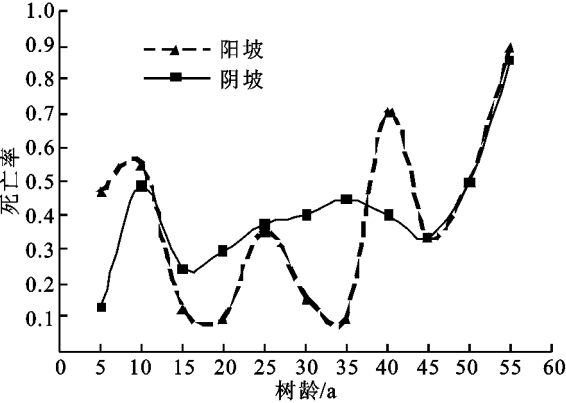


图 2 不同立地油松种群的死亡率曲线

由于基波表现了基本周期的波动,其周期长度为种群本身所固有,是由种群波动特性决定^[15]。在 A_k 值中以 A_1 为最大,表明油松种群的数量动态变化过程中受基波的影响很明显。

根据谱分析的结果可以看出,油松种群的天然更新存在着周期性。如表 4 中的 A_3 处,两个立地的种群均出现波动,阴坡较之阳坡油松种群波动更大。说明此时为一个周期,这是油松高生长达到林层高度时,林木产生分化现象时的数量变动;林分由郁闭变为稀疏,数量调节,有利于种群的发展,使其能自我维持稳定。不同立地的油松种群径级周期的这种波动说明其林冠层的更替是周期循环的,而不是一个连续发展的过程,这一特性可使油松种群的自我稳定性得以维持与延续。这种波动同前面死亡率的论述的结果相呼应,该波动使得种群得以维持很高的控制群落的能力。是油松纯林即达到群落演替的顶极稳定机理的一个有力佐证。

4 讨论

Wretten^[19]曾指出:“从多森林得到的生命表可以综合为标准生命表。”江洪^[12]在研究云杉(*Picea*

aspoerata)种群生命表时也认为:“各林型的生命表表现的是不同生境条件下的种群数量,是以标准生命表为基础的变形。标准生命表反映的是种群基本属性。”在研究太白山红杉(*Larix potaninii* var. *chinensis*)和裂叶沙参(*Adenophora lobophylla*)时,张文辉^[20-21]等也编制了标准生命表,分析种群的动态和结构特征。近些年种群研究的工作者大多^[22-26]采用这种方法进行研究,取得了良好效果。国外学者 Legendre L 和 Sonia B 等^[27-28]也一直沿用至今,表明静态生命表的方法有利于便捷地掌握种群现状和预知发展方向。研究在对秦岭西段油松种群植株数量统计的基础上,编制特定时间生命表,分析其存活曲线、死亡率曲线等参数,可以反映该物种种群的基本属性。

表 4 不同立地油松种群的周期波动表

参数	阳 坡			阴 坡		
	a_k	b_k	A_k	a_k	b_k	A_k
1	21.113	13.811	25.22	49.567	24.62	55.34
2	18.463	9.5164	20.77	24.503	14.294	28.37
3	16.367	6.1056	17.46	- 8.333	11.059	13.85
4	11.956	6.0052	13.37	- 38.53	7.4531	39.24
5	11.936	1.1077	11.98	- 56.5	2.2466	56.54
6	11.939	- 1.096	11.98	- 56.55	- 2.218	56.60

注: $A_k(k=1,2,3,\dots,6)$ 为各谐波的振幅, a_k 和 b_k 为 A_k 的解离波,存在 $A_k^2 = a_k^2 + b_k^2$ 。

(1)由油松种群生命表分析表明,其种群的存活曲线为 Deevey 型曲线,两个立地下油松的存活曲线变化趋势是一致的,阳坡油松接受密度效应,竞争压力会导致种群自疏的“一张一弛”现象,阴坡油松种群在受到光照持续影响,弱化了密度效应的作用,在受到弱光照的胁迫后,存活率下降较为平稳。从整体上反映了油松种群数量动态变化趋势,这是由油松的生物学特性和生态学特性所决定的。油松纯林时达到群落演替的顶极,相对稳定,生长后期死亡率高,这时才有利于幼苗和幼树迅速占领剩余的 资源空间,使群落形成较为闭合的动态循环过程。

(2)分布于阳坡的油松种群死亡率曲线均呈现周期性($T=15$ a)波动,对比的阴坡油松种群在时间格局上表现为类似趋势;可以判断 15 a 可能是油松种群的固有死亡率周期,和本身的生理特征有关,但在受到外界环境等的生态因子作用,可能会在树龄 20~35 a 时(中壮龄油松)敏感性明显。参考这个固有死亡率周期(15 a)和敏感龄级(20~35 a)在营林管理和砍伐设计时,可以作为理论参数,选择合理的作业时期,有效提高可持续经营管理水平。

(3) 谱分析表明不同坡向的油松种群生长周期不同。不同立地的油松种群径级周期的这种波动说明其林冠层的更替是周期循环的。波动出现于所有植被中,谱分析方法适用于增长型种群^[1,16],伍业钢等^[14]首次将之应用于阔叶红松林的演替与天然更新过程的研究,认为红松天然更新过程的周期波浪式发展,是其稳定的一个特点。研究表明谱分析方法也适合稳定型的种群。油松种群的周期长度为阳坡>阴坡,同时大周期内有小周期的波动。可见油松种群本身在结构上可能存在内调节机制,来有效配置资源形成稳定种群。这样能够从种群角度比较好的解释油松群落成为顶级群落的稳定机理。

参考文献:

- [1] 毕晓丽,洪伟,吴承祯,等. 黄山松种群统计分析[J]. 林业科学, 2002, 38(1): 61-66.
- [2] 宋萍,洪伟,吴承祯,等. 珍稀濒危植物桫欏种群结构与动态研究[J]. 应用生态学报, 2005, 16(3): 413-418.
- [3] Johnsson E A, Miyaniishi K, Kleb H. The hazards of interpretation of static age structures as shown by stand reconstructions in a *Pinus contorta*-*Picea engelmannii* forest[J]. *Journal of Ecology*, 1994, 82: 923-931.
- [4] Duncan R P. Flood disturbance and the coexistence of species in lowland pod carp forest, south Westland Newland [J]. *Journal of Ecology*, 1993, 81: 403-416.
- [5] Frelich L E, Graumlich L J. Age-class distribution and spatial patterns in an old-growth hemlock-hardwood forest[J]. *Canadian journal of forest research*, 1994, 24: 1939-1947.
- [6] Stewart G H. Population dynamics of a montane conifer forest, western Cascade Range, Oregon, USA[J]. *Ecology*, 1986, 67: 534-544.
- [7] 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.
- [8] 雷瑞德,尚廉斌,刘建军,等. 秦岭南坡中山地带原生植被主要乔木种群的空间分布及相互关系[J]. 西北林学院学报, 1996, S1: 17-25.
- [9] 侯琳,雷瑞德. 秦岭林区天然油松林结构研究初报[J]. 陕西林业科技, 1994(4): 4-8.
- [10] 杨茂生,李秋元. 陕西秦岭西段南坡油松林的数量分类[J]. 西北林学院学报, 1995, 10(1): 21-26.
- [11] 吴明作,刘玉萃. 栓皮栎种群数量动态的谱分析与稳定性[J]. 生态学杂志, 2000, 19(4): 23-26.
- [12] 江洪. 云杉种群生态学[M]. 北京: 中国林业出版社, 1992.
- [13] 周纪伦,郑师章,杨持. 植物种群生态学[M]. 北京: 高等教育出版社, 1993.
- [14] 伍业钢,韩进轩. 阔叶红松林种群动态的谱分析[J]. 生态学杂志, 1988, 7(1): 19-23.
- [15] 郭连金,徐卫红. 武夷山米槠种群结构及谱分析[J]. 植物研究, 2007, 27(3): 325-330.
- [16] Agren J, Zackarisson O. Age and size structure of *Pinus sylvestris* populations on mires in Central and Northern Sweden[J]. *Journal of Ecology*, 1990, 78: 1049-1062.
- [17] 刘金福,洪伟. 格氏栲种群增长动态预测研究[J]. 应用与环境生物学报, 1999, 5(3): 247-253.
- [18] 闫桂琴,赵桂仿,胡正海,等. 秦岭太白红杉种群结构与动态的研究. 应用生态学报, 2001, 12(6): 824-828.
- [19] Wretten S. D. Field and laboratory exercise in ecology [M]. New York: Edward Arnold, 1980: 66-105.
- [20] 张文辉,祖元刚. 濒危种裂叶沙参种群生命表和存活曲线的研究及其与广布种泡沙参的对照[J]. 植物生态学报, 1999, 23(1): 76-86.
- [21] 张文辉,王延平,康永祥,等. 濒危植物太白红杉种群年龄结构及其时间序列预测分析[J]. 生物多样性, 2004, 12(3): 361-369.
- [22] 申仕康,马海华,王跃华,等. 濒危植物猪血木自然种群结构及动态[J]. 生态学报, 2008, 28(5): 2404-2412.
- [23] Diaz S, Mercado C, Alvarez-cardenas S. Structure and population dynamics of *Pinus lagunae* M.-F Pardini[J]. *Forest Ecology and Management*, 2000, 134: 249-256.
- [24] 赖江山,张谧,谢宗强. 三峡库区常绿阔叶林优势种群的结构和格局动态[J]. 生态学报, 2006, 26(4): 1073-1079.
- [25] 张文辉,卢彦昌,周建云,等. 巴山北坡不同干扰条件下栓皮栎种群结构与动态[J]. 林业科学, 2008(7): 11-16.
- [26] 汪殿蓓,暨淑仪,陈飞鹏,等. 仙湖苏铁种群年龄判断及年龄结构特征[J]. 应用生态学报, 2007, 18(3): 476-480.
- [27] Legendre L, Legendre P. Numerical Ecology [M]. Amsterdam: Elsevier Scientific Publishing Company, 1998: 195-197.
- [28] Sonia B, Anabela A, Francisco A. The narrow endemic *Scrophularia valdesii* Ortega Olivencia & Devesa (*Scrophulariaceae*) in the Iberian Peninsula: an evaluation of its conservation status[J]. *Biodiversity and Conservation*, 2006, 15: 4027-4043.