

# 长白山阔叶红松林红松种群年龄结构与数量动态特征

张金峰<sup>1</sup> 葛树森<sup>2</sup> 梁金花<sup>2</sup> 李俊清<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>北京林业大学森林资源生态系统过程北京市重点实验室, 北京 100083; <sup>2</sup>吉林省林业调查规划院, 长春 130022

**摘要** 该研究以分布于长白山阔叶红松林内的红松(*Pinus koraiensis*)种群为对象, 通过编制种群静态生命表, 计算数量动态指数, 绘制存活曲线、死亡率曲线和消失率曲线, 应用4个生存函数并引入谱分析和时间序列预测模型, 分析红松种群年龄结构, 揭示其天然更新过程及未来发展趋势, 以为野生红松种群的保护和恢复提供科学依据。结果显示: 红松种群数量变化具有阶段性, 幼龄(I–III龄级)和成龄(VII–X龄级)个体数量多, 中龄(IV–VI龄级)和老龄(XI–XIV龄级)个体数量少, 形成明显间断的两个优势年龄分布区。种群存活曲线趋近于Deevey-III型, 表明幼龄个体死亡率高。忽略外部干扰时的总体数量动态变化指数大于0, 表明红松种群为增长型; 考虑未来外部干扰时的种群动态变化指数趋近于0, 结合死亡率和消失率曲线呈现出连续先增后降的复杂动态变化趋势, 可知该种群受外界随机干扰时增长不明显。生存函数分析显示, 红松种群具有前期锐减、中期稳定、后期衰退的特点。谱分析表明红松种群天然更新呈周期性波动。未来2、3、4、5、6、7、8、9、10个龄级时间后, 红松幼、中龄个体数逐渐减少, 而成、老龄个体数量将逐渐增加。幼龄个体死亡率高、生存空间和资源条件有限, 老龄个体生理衰老明显是限制红松种群增长的主要原因。建议加强幼龄个体的抚育工作, 提高其存活率和生存质量; 保护和改善生存环境, 从而促进红松种群的天然更新和恢复。

**关键词** 红松; 种群年龄结构; 静态生命表; 数量动态特征; 保护策略

张金峰, 葛树森, 梁金花, 李俊清 (2022). 长白山阔叶红松林红松种群年龄结构与数量动态特征. 植物生态学报, 46, 667-677. DOI: 10.17521/cjpe.2021.0498

## Population age structure and dynamics of *Pinus koraiensis* in a broadleaved Korean pine forest in Changbai Mountain, China

ZHANG Jin-Feng<sup>1</sup>, GE Shu-Sen<sup>2</sup>, LIANG Jin-Hua<sup>2</sup>, and LI Jun-Qing<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>Beijing Key Laboratory for Forest Resources and Ecosystem Processes, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; and <sup>2</sup>Forest Inventory and Planning Institute of Jilin Province, Changchun 130022, China

### Abstract

**Aims** To provide a theoretical basis for the protection and restoration of broadleaved Korean pine forest in Changbai Mountain area, the population age structure and quantitative dynamics of *Pinus koraiensis* were investigated.

**Methods** We used field data to form the static life table, estimate the population quantitative indexes, and to fit the survival and mortality curves for identifying the population characteristics of *P. koraiensis*. We also used the survival functions and spectral analysis to explore its population age structure and to reveal natural regeneration processes and as well as future developmental trend.

**Important findings** Based on the distribution of diameter, the population of *P. koraiensis* could be sorted into 14 age classes and combined into four subpopulations, i.e., juvenile (I–III), middle-age (IV–VI), adult (VII–X) and old (XI–XIV) stages. By contrast, the number of individuals in population was higher in stages of young and adult and lower in middle and old stages. However, the survival curve of population was close to Deevey-III type, reflecting that the high mortality occurred in juvenile stage. In addition, external random interference was crucial for whole population dynamics. With and without such interference, the population of *P. koraiensis* become the constant type ( $V'_{pi}$  was close to 0) and increasing type ( $V_{pi} > 0$ ), respectively. Moreover, the survival function analysis showed that the number of individuals of this species was dramatically decreased in early stage, and then relatively stable in middle-age stage and declined again in late stage. Furthermore, spectral analysis for this population indicated that the pattern of natural regeneration exhibited periodic fluctuation along successional process. With population development,

收稿日期Received: 2021-12-29 接受日期Accepted: 2022-01-19

基金项目: 国家科技基础资源调查项目(2019FY101602)。Supported by the National Science and Technology Basic Resources Survey Project (2019FY101602).

\* 通信作者Corresponding author (lijq@bjfu.edu.cn)

the number of young and middle-aged individuals would gradually decrease while the number of adult and old individuals would gradually increase. High mortality of young individuals, limitation of resources, and physiological aging of old trees seem likely to be the important factors that drove population dynamics in this species. We thus suggest that improving habitat condition from silvicultural way may enhance seedling or sapling survival rate and promote their growth, which may benefit the recovery of population for *P. koraiensis* in this area.

**Key words** *Pinus koraiensis*; population age structure; static life table; quantitative dynamics characteristics; conservation strategy

Zhang JF, Ge SS, Liang JH, Li JQ (2022). Population age structure and dynamics of *Pinus koraiensis* in a broadleaved Korean pine forest in Changbai Mountain, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 46, 667-677. DOI: 10.17521/cjpe.2021.0498

种群是指在一定时间内占据一定空间的同种生物个体的集合,是物种生存、发展和进化的基本单位,也是连接生物个体、群落和生态系统的关键纽带(赵阳等, 2020)。种群结构与动态是种群生态学研究的核心内容(Helt & Loucks, 1976; Chhetri *et al.*, 2016),前者是指种群内个体的年龄、大小、数量及其配置情况(Nunes & Petrere Jr, 2012; 张亚芳等, 2015);后者则是种群数量的时空变化(谭一波等, 2010)。基于静态生命表所构建的存活曲线、数量动态指数、生存函数、谱分析以及时间序列预测模型是研究植物种群结构与动态的重要方法(Harcombe, 1987; 李艳丽等, 2014; 杨立荣等, 2018; 秦爱丽, 2020),不仅可以用来分析种群当前的生存状态及其与环境间的适合度(Wang *et al.*, 2004; 肖宜安等, 2004),还可以评估种群的天然更新规律、受干扰状况、预测未来的发展趋势,对植物资源的保护和利用具有重要意义(陈晓德, 1998; 刘海洋等, 2012)。

红松(*Pinus koraiensis*)是第四纪冰川孑遗种(傅俊卿, 2009; 董雪等, 2020),主要分布于中国东北、俄罗斯远东南部、朝鲜半岛和日本(马建路等, 1992; 杨传平等, 2005)。该种为我国东北地区阔叶红松林的优势树种和主要建群种,在水源涵养、水土保持及维持生态系统平衡等方面发挥着重要作用(张悦等, 2015)。19世纪末以来,由于过度采伐和利用,大范围的原始阔叶红松林遭到破坏,红松种群数量和质量逐年下降,蓄积量锐减,现被列为国家二级重点保护野生植物(于大炮等, 2019)。目前,得益于“天保工程”的实施以及红松不再作为主要用材树种被采伐,其种群恢复明显(于大炮等, 2015)。例如,张悦等(2015)、陈科屹等(2021)报道了皆伐林、天然次生林内红松种群为增长型。然而,红松种群的天然更新问题依然存在。例如,张晓鹏等(2021)发现辽东山区3种次生林内的红松种群为衰退型;在原始阔叶红松林中更是出现“只见幼苗不见幼树”、“红松林下无

红松”等现象(李俊清和王业蓬, 1986; 张群等, 2003; 于大炮等, 2015)。因此,深入了解其天然更新规律,对该物种的保护和阔叶红松林的恢复至关重要。

红松种群结构的若干文献指出,该种具有年龄集中分布和几个世代同林的特点(李俊清和王业蓬, 1986; 伍业钢和韩进轩, 1988; 乌弘奇, 1989; 葛剑平等, 1990)。天然更新过程则是年龄集中分布的群体代替另一群体向前发展的过程(伍业钢和韩进轩, 1988)。因此,通过年龄结构的研究,进一步探讨种群更新过程,以及结构与动态的内在联系是可行的。目前,关于该种天然更新的研究多集中于幼龄期,认为该阶段决定了种群的演替过程及其在群落中的地位(肖翠等, 2015; 孟令君等, 2018; 张晓鹏等, 2021)。然而,从物种结构特征来看,中、成和老龄阶段林木个体也不容忽视,因为这些年龄的个体一般占据林内上层空间,这可能会对林下幼苗及幼树产生影响(李俊清和王业蓬, 1986);另一方面,种群内不同年龄个体的差异可能影响种内和种间竞争进而决定物种的生命周期(伍业钢和韩进轩, 1988)。因此,对红松种群完整年龄结构的分析可以清晰地揭示种群的自我维持机制及其动态发展规律。

本研究基于长白山阔叶红松林植被调查数据,以建群种红松为研究对象,利用统计学方法,分析种群年龄结构与数量动态特征,认识红松种群的生存现状及天然更新规律,以期为野生红松种群的保护提出适应性对策,进而为长白山区森林生态系统恢复和生物多样性保护提供科学依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究区概况

研究区位于吉林省东南部长白山国家级自然保护区北坡海拔1 150 m以下的阔叶红松林(127.55°–128.27° E, 41.07°–42.75° N)。受温带大陆性山地气候影响,该区夏季短暂多雨,冬季漫长寒冷;年降

水量630–780 mm, 其中60%集中于6–8月份; 年平均气温3.6 °C, 最热月(7月)平均气温为19.7 °C, 最冷月(1月)平均气温为-18.6 °C; 土壤为发育在火山上的暗棕色森林土, 土层厚度20–100 cm。研究区内群落主林层林龄约300 a、平均高约为26 m, 是典型的复层异龄林。乔木层除红松外, 还有紫椴(*Tilia amurensis*)、蒙古栎(*Quercus mongolica*)、五角枫(*Acer pictum* subsp. *mono*)、春榆(*Ulmus davidiana* var. *japonica*)和水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)等; 灌木主要包括毛榛(*Corylus mandshurica*)、长白忍冬(*Lonicera ruprechtiana*)、东北茶藨子(*Ribes mandshuricum*)、东北溲疏(*Deutzia parviflora* var. *amurensis*)、刺五加(*Eleutherococcus senticosus*)和卫矛(*Euonymus alatus*)等; 草本层主要有山茄子(*Brachybotrys paridiformis*)、蚊子草(*Filipendula palmata*)、荨麻叶龙头草(*Meehanian urticifolia*)、山尖子(*Parasenecio hastatus*)和中华蹄盖蕨(*Athyrium sinense*)等。

## 1.2 研究方法

### 1.2.1 样地设置

2020年6–8月, 以长白山北坡的阔叶红松林为研究对象, 采用样地调查法, 沿海拔高度每间隔50 m设置5个样地作为5个重复, 样地大小为30 m × 30 m, 共40个样地(图1), 总样地面积 36 000 m<sup>2</sup>。采用每木检尺法, 对样地内胸径(DBH) ≥ 1 cm的乔木进行调查, 记录每个乔木的胸径、高度和冠幅等。

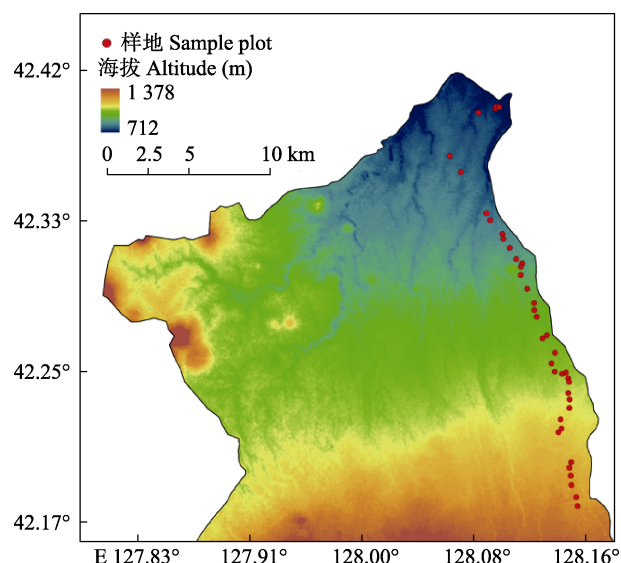


图1 长白山阔叶红松林红松种群样地分布图。

Fig. 1 Map of sampling locations for *Pinus koraiensis* population in a broadleaved Korean pine forest in Changbai Mountain.

### 1.2.2 红松种群龄级结构划分

红松为稀有物种, 其种群数量有限, 不宜利用解析木或生长锥进行年龄测定。因此, 本研究依据同一生境内, 同种植物的龄级和径级对环境具有相同的反应规律这一特点, 采用径级代替龄级的方法来分析种群动态变化(李艳丽等, 2014; 秦爱丽等, 2020)。根据样地内调查情况和红松的生长规律, 并参考董雪等(2020)对红松种群龄级结构的划分标准, 将其划分为14个龄级, 具体如下: I, 0–5 cm; II, 5–10 cm; III, 10–15 cm; IV, 15–20 cm; V, 20–25 cm; VI, 25–30 cm; VII, 30–35 cm; VIII, 35–40 cm; IX, 40–45 cm; X, 45–50 cm; XI, 50–55 cm; XII, 55–60 cm; XIII, 60–65 cm; XIV, >60 cm; 同时, 将14个龄级分为4个阶段, 即幼龄阶段(I–III龄级)、中龄阶段(IV–VI龄级)、成龄阶段(VII–X龄级)和老龄阶段(XI–XIV龄级)。

### 1.2.3 红松种群静态生命表

以红松种群各龄级的株数为依据, 编制其静态生命表。表中参数如下: 1)  $x$ , 龄级; 2)  $A_x$ ,  $x$ 龄级内存活个体数。由于静态生命表反映的是多个世代重叠的植物种群在某一特定时刻的年龄分布, 而不是对同龄出生群的全部生活史的追踪, 因此, 编制生命表过程中会出现死亡率为负值的情况, 故采用匀滑技术(刘海洋等, 2012; 姜在民等, 2018)对 $x$ 龄级内的存活个体数 $A_x$ 进行处理, 得到修正后的数据 $a_x$ ,  $a_0$ 为 $a_x$ 的初始值; 3)  $l_x$ ,  $x$ 龄级的标准化存活个体数,  $l_x = a_x/a_0 \times 1000$ ; 4)  $\ln l_x$ ,  $l_x$ 的自然对数; 5)  $d_x$ , 从 $x$ 龄级到 $x+1$ 龄级的死亡个体数,  $d_x = l_x - l_{x+1}$ ; 6)  $q_x$ , 从 $x$ 龄级到 $x+1$ 龄级的种群个体死亡率,  $q_x = d_x/l_x \times 100\%$ ; 7)  $L_x$ , 从 $x$ 到 $x+1$ 龄级的平均存活个体数,  $L_x = (l_x + l_{x+1})/2$ ; 8)  $T_x$ , 大于等于 $x$ 龄级的存活个体总数,  $T_x = \sum L_x$ ; 9)  $e_x$ , 进入 $x$ 龄级个体的生命期望或平均期望寿命,  $e_x = T_x/L_x$ ; 10)  $K_x$ , 各龄级内的消失率,  $K_x = \ln l_x - \ln l_{x+1}$ ; 11)  $S_x$ , 种群存活率,  $S_x = l_{x+1}/l_x$ 。

### 1.2.4 种群动态量化分析

本研究采用陈晓德(1998)的动态量化分析法定量描述红松种群结构:

$$V_x = \frac{A_x - A_{x+1}}{\max(A_x, A_{x+1})} \times 100\% \quad (1)$$

$$V_{pi} = \frac{1}{\sum_{x=1}^{K-1} A_x} \sum_{x=1}^{K-1} (A_x, V_n) \quad (2)$$

$$V'_{pi} = \frac{\sum_{x=i}^{K-1} (A_x, V_x)}{K \times \min(A_1, A_2, \dots, A_K) \sum_{x=1}^{K-1} A_x} \quad (3)$$

式中,  $V_x$ 为种群内相邻两龄级间个体数量变化动态指数,  $x$ 为龄级;  $V_{pi}$ 、 $V'_{pi}$ 分别为忽略外部干扰和考虑到存在未来外部干扰时整个种群的数量动态变化指数;  $A_x$ 、 $A_{x+1}$ 分别为第 $x$ 、 $x+1$ 龄级种群个体数;  $K$ 为年龄级数量。

$V_x$ 、 $V_{pi}$ 、 $V'_{pi}$ 取正、0、负值时分别反映种群内两相邻级(或整个种群)个体数量的增长、稳定和衰退。

### 1.2.5 存活曲线、死亡率曲线和消失率曲线拟合

本研究以龄级 $x$ 为横坐标, 标准化存活数 $l_x$ 为纵坐标, 绘制种群存活曲线。根据存活曲线的变化特征, Deevey Jr (1947)将其分为3种类型: Deevey-I型(凸型), 该类型种群幼龄个体死亡率较低且大多数都能活到其平均生理寿命, 但达到平均生理寿命时, 短期内几乎全部死亡; Deevey-II型(直线型), 该类型种群各龄级死亡率大致相同; Deevey-III型(凹型), 该类型种群中幼龄个体死亡率较高。本研究采用指数方程 $a_x = a_0 e^{-bx}$ 和幂函数方程 $a_x = a_0 e^{-b}$  ( $a_x$  匀滑后 $x$ 龄级内存活数;  $a_0$ , 种群初始个体数;  $b$ , 死亡率)来验证种群符合上述哪种类型。

以龄级 $x$ 为横坐标, 死亡率 $q_x$ 、消失率 $K_x$ 为纵坐标, 分别绘制种群死亡率曲线和消失率曲线。

### 1.2.6 生存分析

应用生存分析理论中的生存函数 $S_i$ 、累计死亡率函数 $F_i$ 、死亡密度函数 $f_{ii}$ 和危险率函数 $\lambda_{ii}$ 对红松种群进行定量分析。计算公式见杨凤翔等(1991)的研究。

### 1.2.7 谱分析

谱分析被广泛应用于种群天然更新过程的研究, 常用来揭示种群内树木年龄更替过程的周期性以及结构的波动性(伍业钢和韩进轩, 1988)。谱分析是Fourier级数的展开, 其周期现象由不同振幅和相对应的谐波构成, 可写成正弦波形式:

$$N_t = A_0 + \sum_{k=1}^n A_k \sin(\omega_k t + \theta_k) \quad (4)$$

式中,  $A_0$ 为周期变化的平均值;  $t$ 为时间系列, 即种群的各年龄分布;  $n$ 为时间系列总长度, 即种群的龄级数(本研究中 $n=14$ );  $A_k$  ( $k=1, 2, 3, \dots, p$ )为各谐波的振幅, 其值反映了各周期所起作用的大小, 且 $p =$

$n/2$ 为谐波个数;  $\omega_k$ 和 $\theta_k$ 分别为谐波频率与相角;  $N_t$ 为 $t$ 时刻种群大小。  $A_0$ 、 $A_k$ 、 $\omega_k$ 、 $\theta_k$ 等参数由下式估算, 即:

$$A_0 = \frac{1}{n} \sum_{t=1}^n X_t \quad (5)$$

$$A_k^2 = a_k^2 + b_k^2 \quad (6)$$

$$\omega_k = \frac{2\pi k}{t} \quad (7)$$

$$\theta_k = \arctg\left(\frac{a_k^2}{b_k^2}\right) \quad (8)$$

$$a_k = \frac{2}{n} \sum_{t=1}^n X_t \cos \frac{2\pi k(t-1)}{n} \quad (9)$$

$$b_k = \frac{2}{n} \sum_{t=1}^n X_t \sin \frac{2\pi k(t-1)}{n} \quad (10)$$

式中,  $a_k$ 、 $b_k$ 为参数估计值;  $X_t$ 为 $t$ 年龄序列的个体数, 该值与生命表中 $a_x$ 栏内数值相对应。考虑到本研究中红松种群 $a_x$ 相差较大, 因此在计算前首先对 $X_t$ 进行对数处理, 即用 $\ln(X_t + 1)$ 代替 $X_t$ 。利用谱分析中的公式计算各种情况下各个波形的振幅( $A_k$ ),  $A_1$ 为基波,  $A_1-A_k$ 为谐波。每个谐波的周期分别是基本周期的 $1/2, 1/3, \dots, 1/p$ 。

### 1.2.8 时间序列模型预测

采用时间序列分析中的一次平均推移法对红松种群未来2、3、4、5、6、7、8、9、10个龄级的年龄结构动态进行模拟和预测。种群存活数计算参照肖宜安等(2004)的方法。

### 1.3 数据处理

本研究所有统计分析在Excel 2007和SPSS 21中进行, 用Origin 2019软件绘图。

## 2 结果和分析

### 2.1 红松种群年龄结构

本次共调查到红松个体280株, 最大胸径135.52 cm。静态生命表(表1)显示, 红松种群不同龄级个体存活数差别大, II龄级个体数最多(52株); 前3个龄级个体数为123株, 占个体总数的43.9%, 表明幼苗数量充足, 种群具有一定的增长潜力。IV龄级后种群个体数量降低趋势明显, 说明幼龄个体很难向中龄阶段过渡。随龄级增加, 成龄(VII-X龄级)阶段种群个体数呈增加趋势(分别为15、19、19、23株), 反映出林木个体度过幼、中龄级后生存能力显

著增强。老龄(XI–XIV龄级)阶段种群个体数为33株, 占个体总数的11.8%。随龄级增加, 红松种群标准化存活数逐渐减小; 生命期望值随龄级增加呈先增后降的趋势, IV龄级种群具最大生命期望, 说明在该龄级种群生长最旺盛, 生存质量最高。

2.2 红松种群动态分析

2.2.1 红松种群数量动态

种群数量动态量化分析结果见表2。红松种群  $V_I$ 、 $V_{VI}$ – $V_{VII}$ 、 $V_{IX}$  小于0,  $V_{VIII}$  等于0, 而  $V_{II}$ – $V_V$ 、 $V_X$ – $V_{XIII}$  大于0, 表明在I–XIII龄级范围内红松种群数量呈现出“衰退-增长-衰退-稳定-衰退-增长”的变化趋势。忽略外部干扰时, 整个种群的数量变化动态指数  $V_{pi}$  > 0, 可知红松种群为增长型。然而,  $V'_{pi}$  趋近于0, 说明该种群受外界随机干扰时增长趋势不明显。

2.2.2 死亡率和消失率曲线

死亡率和消失率曲线可直观地反映出种群动态变化过程(图2)。阔叶红松林内红松种群死亡率曲线和消失率曲线变化趋势基本保持一致, 随着龄级的增加, 二者均呈现出连续先增后降的复杂动态变

化趋势, 且两者均在XIII龄级最大(0.25和0.29)、II龄级次之(0.24和0.28)、IV龄级最小(0.08和0.09)。结合表1以及种群动态量化分析的结果可知, 红松种群不稳定。

2.2.3 存活曲线

存活曲线能够反映种群个体在各龄级的存活

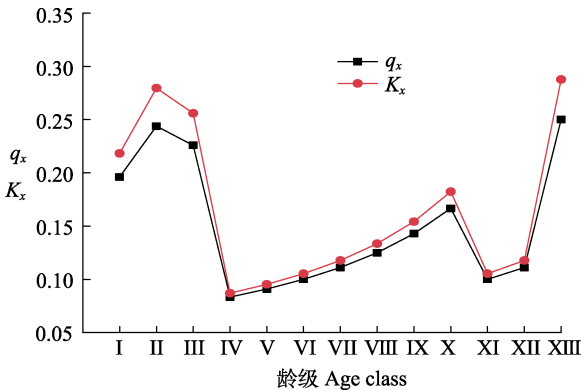


图2 长白山阔叶红松林红松种群死亡率( $q_x$ )和消失率( $K_x$ )曲线。龄级同表1。

Fig. 2 Curves of mortality rate ( $q_x$ ) and vanish rate ( $K_x$ ) for *Pinus koraiensis* population in broadleaved Korean pine forest in Changbai Mountain. Age class see Table 1.

表1 长白山阔叶红松林红松种群静态生命表

Table 1 Static life table of *Pinus koraiensis* population in a broadleaved Korean pine forest in Changbai Mountain

龄级 Age class (x)	径级 DBH class (cm)	$A_x$	$a_x$	$l_x$	$d_x$	$q_x$	$L_x$	$T_x$	$e_x$	$\ln l_x$	$K_x$	$S_x$
I	0–5	30	51	1 000	196	0.20	902	4 971	4.97	6.91	0.22	0.78
II	5–10	52	41	804	196	0.24	706	4 069	5.06	6.69	0.28	0.76
III	10–15	41	31	608	137	0.23	539	3 422	5.63	6.41	0.26	0.84
IV	15–20	23	24	471	39	0.08	451	2 882	6.13	6.15	0.09	0.91
V	20–25	14	22	431	39	0.09	412	2 431	5.64	6.07	0.10	0.90
VI	25–30	11	20	392	39	0.10	373	2 020	5.15	5.97	0.11	0.89
VII	30–35	15	18	353	39	0.11	333	1 647	4.67	5.87	0.12	0.88
VIII	35–40	19	16	314	39	0.13	294	1 313	4.19	5.75	0.13	0.87
IX	40–45	19	14	275	39	0.14	255	1 020	3.71	5.61	0.15	0.85
X	45–50	23	12	235	39	0.17	216	765	3.25	5.46	0.18	0.86
XI	50–55	10	10	196	19	0.10	186	549	2.80	5.28	0.11	0.89
XII	55–60	9	9	176	19	0.11	167	363	2.06	5.17	0.12	0.82
XIII	60–65	8	8	157	39	0.25	137	196	1.25	5.06	0.29	0.43
XIV	>65	6	6	118	–	–	59	–	–	4.77	–	–

$A_x$ ,  $x$ 龄级内存活个体数;  $a_x$ , 匀滑后 $x$ 龄级内存活个体数;  $l_x$ ,  $x$ 龄级的标准化存活个体数;  $d_x$ , 从 $x$ 龄级到 $x+1$ 龄级的死亡个体数;  $q_x$ , 从 $x$ 龄级到 $x+1$ 龄级的种群个体死亡率;  $L_x$ , 从 $x$ 到 $x+1$ 龄级的平均存活个体数;  $T_x$ , 大于等于 $x$ 龄级的存活个体总数;  $e_x$ , 平均期望寿命;  $K_x$ , 种群消失率;  $S_x$ , 种群存活率。  
 $A_x$ , actual survival number;  $a_x$ , the correction value of  $A_x$ ;  $l_x$ , logarithmic standard surviving number in  $x$  age class;  $d_x$ , standardized deaths from  $x$  to  $x+1$  age class;  $q_x$ , mortality rate from  $x$  to  $x+1$  age class;  $L_x$ , survived individuals from  $x$  to  $x+1$  age class;  $T_x$ , total survival number of individuals over  $x$  age class;  $e_x$ , average life expectancy;  $K_x$ , vanish rate;  $S_x$ , survival rate; DBH, diameter at breast height.

表2 长白山阔叶红松林红松种群动态变化指数

Table 2 Dynamic indices of *Pinus koraiensis* population (%) in a broadleaved Korean pine forest in Changbai Mountain

$V_I$	$V_{II}$	$V_{III}$	$V_{IV}$	$V_V$	$V_{VI}$	$V_{VII}$	$V_{VIII}$	$V_{IX}$	$V_X$	$V_{XI}$	$V_{XII}$	$V_{XIII}$	$V_{pi}$	$V'_{pi}$
–42.31	21.15	43.90	39.13	21.43	–26.67	–21.05	0	–17.39	56.52	10.00	11.11	25.00	13.11	0.12

$V_I$ – $V_{XIII}$ , 种群内相邻两龄级间个体数量变化动态指数, 龄级同表1;  $V_{pi}$ , 忽略外部干扰时种群的数量动态变化指数;  $V'_{pi}$ , 考虑外部干扰时种群的数量动态变化指数。

$V_I$ – $V_{XIII}$ , dynamic index of of quantitative change between adjacent age classes in population, age class see Table 1;  $V_{pi}$ , dynamic index without external interference;  $V'_{pi}$ , dynamic index with external interference.



表3 长白山阔叶红松林红松种群存活曲线的检验模型

Table 3 Statistical test model for two survival curves of *Pinus koraiensis* population in a broadleaved Korean pine forest in Changbai Mountain

存活曲线类型 Type	拟合模型 Test model	方程 Equation	$R^2$	$F$	$p$
Deevey-II	$a_x = a_0 e^{-bx}$	$a_x = 7.742e^{-0.038x}$	0.623	18.918	0.001
Deevey-III	$a_x = a_0 x^{-b}$	$a_x = 1.496x^{-0.853}$	0.718	30.505	0.000

$a_x$ , 匀滑后 $x$ 龄级内存活数;  $N_0$ , 种群初始个体数;  $b$ , 死亡率。

$a_x$ , the correction value of actual survival number of  $x$  age class;  $a_0$ , initial number of individuals in population;  $b$ , mortality rate.

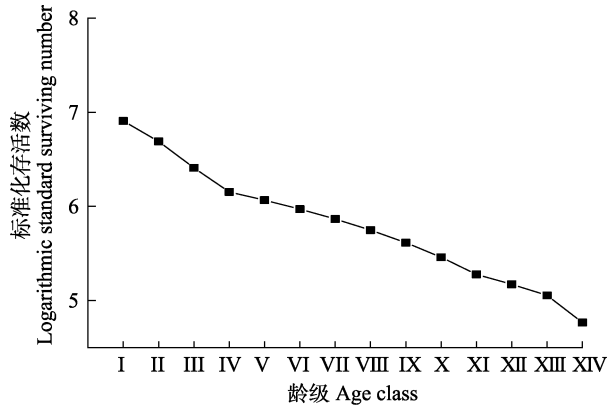


图3 长白山阔叶红松林红松种群存活曲线。龄级同表1。  
Fig. 3 Survival curves of *Pinus koraiensis* population in a broadleaved Korean pine forest in Changbai Mountain. Age class see Table 1.

状态(图3)。红松种群标准化存活数在I-IV、XII-XIII龄级下降的斜率大于IV-XII龄级的, 即在整個年齡范围内呈现出“凸-凹-凸”的变化趋势。采用2种数学模型方程对存活曲线进行检验, 得到决定系数 $R^2$ 、 $F$ 值、 $p$ 值。表3显示, 幂函数模型 $R^2$ 、 $F$ 值(分别为0.718、30.505)均大于指数函数模型(分别为0.623、18.918), 幂函数 $p$ 值(0)小于指数函数(0.001), 表明红松种群存活曲线符合Deevey-III型, 反映出幼齡期个体死亡率高。模型检验的结果与存活曲线的变化趋势基本一致。

### 2.3 生存分析

图4显示, 随龄级增加, 红松种群生存率单调递减, 累积死亡率单调递增, 二者互补。I-III龄级间二者的变化趋势较IV-XII龄级更明显, 这可能跟水热条件和生长空间有限而导致的强竞争作用有关。在第III龄级, 生存率和累积死亡率相等, 表明种群达到平衡状态, 尔后累积死亡率大于生存率, 种群开始衰退。XII龄级后, 生存率骤降而累积死亡率骤升, 这可能跟老齡个体的生理衰老有关。

图5显示, 红松种群危险率曲线整体呈单调递减。其中, 斜率随龄级增加逐渐减小, 表明危险率前期大后期小。死亡密度曲线在第I-II径级间急剧下降, 在第V龄级出现最小值(0)。4个生存函数曲线共同

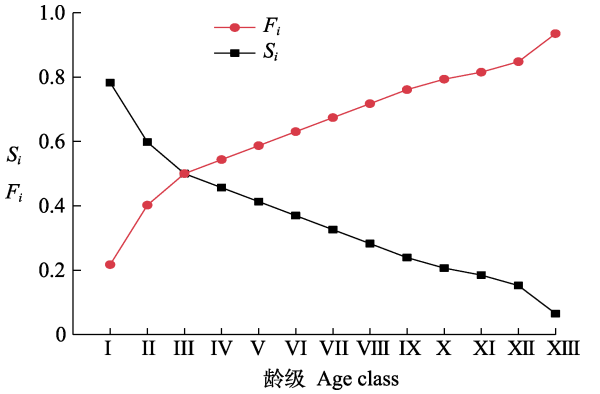


图4 长白山阔叶红松林红松种群生存率( $S_i$ )和累积死亡率( $F_i$ )曲线。龄级同表1。  
Fig. 4 Curves of survival rate ( $S_i$ ) and cumulative mortality rate ( $F_i$ ) for *Pinus koraiensis* population in a broadleaved Korean pine forest in Changbai Mountain. Age class see Table 1.

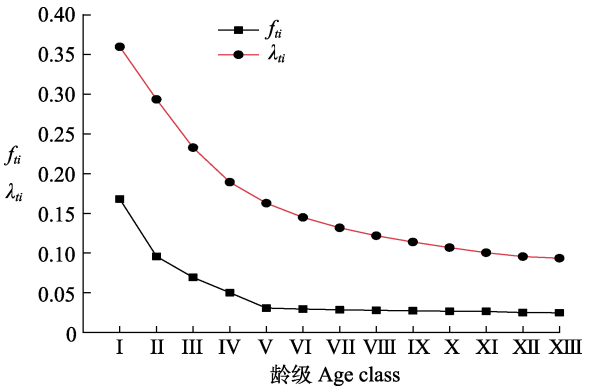


图5 长白山阔叶红松林红松种群死亡密度( $f_{ii}$ )与危险率( $\lambda_{ii}$ )曲线。龄级同表1。  
Fig. 5 Mortality density ( $f_{ii}$ ) and hazard rate curves ( $\lambda_{ii}$ ) of *Pinus koraiensis* population in a broadleaved Korean pine forest in Changbai Mountain. Age class see Table 1.

表明, 长白山阔叶红松林内红松种群具有前半期锐减、中期稳定、后期衰退的特征。

### 2.4 谱分析

由表4可以看出, 整个种群的基波最大( $A_1 = 1.73$ ), 说明其在红松种群天然更新过程中所起的作用最大, 表现为红松种群波动具有大周期。从谐波 $A_2$ - $A_6$ 振幅值的变化来看, 红松种群生长过程也容易受到小周期波动的影响。其中, 比较明显的小周期主要分布在基本周期的1/4和1/10处, 二者分别

表4 长白山阔叶红松林红松种群的周期性波动

Table 4 Periodic fluctuation of *Pinus koraiensis* population in a broad-leaved Korean pine forest in Changbai Mountain

谐波 Resonance spectra	$A_0$	$A_1$	$A_2$	$A_3$	$A_4$	$A_5$	$A_6$	$A_7$
振幅值 Amplitude value	3.18	1.73	0.41	0.15	0.23	0.36	0.13	0.02

对应空间序列径级IV和X, 即中龄阶段早期和成龄阶段末期, 这种小周期的波动可能与红松种群生物学特性以及种内、种间竞争有关, 反映出种群天然更新过程的数量动态特征。

## 2.5 时间序列模拟和预测

本研究按照一次平均推移法, 预测种群在未来2、3、4、5、6、7、8、9、10个龄级时间后的数量动态变化趋势(表5)。结果显示, II龄级个体数在未来2个龄级时间后减少; III、IV、V龄级个体数分别经过2、3、4个龄级时间后达到峰值, 随后开始下降, 上述结果共同说明幼、中龄个体数在未来呈减少趋势。VII、VIII、IX、X、XI、XII、XIII和XIV龄级个体数在未来总体呈现增加的趋势, 推测未来种群以大树、老树占主导地位, 整个红松种群向高龄级个体集中。然而, 老龄阶段(XI–XIV龄级)个体的平均增长率低于成龄阶段(VII–X龄级)(分别为10.86%和19.26%), 这可能跟生理衰老有关。

表5 长白山阔叶红松林红松种群数量动态时间序列预测

Table 5 The prediction number of *Pinus koraiensis* population by using time sequence analysis in a broadleaved Korean pine forest in Changbai Mountain

龄级 Age class	初始个体数 Initial number of individuals	$M_t$									
		$M_2$	$M_3$	$M_4$	$M_5$	$M_6$	$M_7$	$M_8$	$M_9$	$M_{10}$	
I	30										
II	52	41									
III	41	47	41								
IV	23	32	39	37							
V	14	19	26	33	32						
VI	11	13	18	22	28	29					
VII	15	13	14	16	21	26	27				
VIII	19	17	14	15	16	21	25	26			
IX	19	19	17	16	16	17	20	24	25		
X	23	21	16	19	17	17	18	21	24	25	
XI	10	17	11	18	17	16	16	17	19	23	
XII	9	10	9	15	16	16	15	15	16	18	
XIII	8	9	9	13	14	15	15	14	14	15	
XIV	8	8	8	9	12	13	14	14	14	14	

$M_t$ , 经过2、3、4、5、6、7、8、9、10个龄级时间后种群的大小。龄级同表1。

$M_t$ , the number of individuals in each age class after the population has developed from 2 to 10 age class in this study. Age class see Table 1.

## 3 讨论和结论

### 3.1 红松种群年龄结构特征

长白山阔叶红松林红松种群数量变化具有阶段性, 幼龄(I–III龄级)个体较多, 占总数的43.9%, 表明植株具有一定的自然更新能力, 结合总体数量动态变化指数 $V_{pi} > 0$ , 可知种群为增长型。然而, 在IV–VI龄级间, 种群个体数量锐减, 说明幼龄个体难以向中龄阶段过度, 种群缺乏幼树。与之类似, 葛剑平等(1990)发现小兴安岭天然红松种群幼龄个体具有明显的数量优势, 而小树分布极少。这可能是其生物学特性和环境因子共同作用的结果。红松果实体积和质量较大, 其成熟后多散落于母树周围, 这种生物学特性使幼苗在空间上易形成聚集分布的特征(李俊清和祝宁, 1990)。然而受密度制约影响, 聚集分布的幼龄个体之间势必存在激烈的种内竞争, 相互之间争夺光照、水分和养分等资源以满足其生存需要, 导致了大量个体死亡(邱华等, 2020); 除种内竞争外, 幼龄个体还受到邻近其他植物以及主林层大树对养分和空间资源的不对称竞争, 增加了死亡率(肖翠等, 2015; 刘帅等, 2016)。此外, 尽管有研究指出红松幼龄个体具有较强的耐阴性, 但其向大径级林木转化仍需充足光照(李俊清和祝宁, 1990)。实地调查发现, 阔叶红松林郁闭度大, 光照弱, 凋落层较厚, 加之该区冬季寒冷漫长, 强烈的环境筛选也会导致幼龄个体生长不良甚至死亡(邱华等, 2020; 哈努拉·塔斯肯等, 2021)。由此可见, 红松幼龄个体要进入中龄阶段, 必须经过竞争以及环境因子的多重筛选, 致使幼龄个体不能向下一级林木大量转化, 说明幼龄阶段是红松种群更新和发展的“瓶颈”。

本研究中, VII–X龄级阶段种群个体数逐渐增加, 表明该阶段种内竞争压力下降, 红松已成功占据一定的空间和环境资源, 也反映出幼龄个体一旦突破“瓶颈”, 其生存能力及环境适应能力有所增强。XI龄级后种群个体数又逐渐降低, 这是因为随着种群个体数不断增多, 达到最大数量后, 受环境容纳量的限制, 种群发展受到限制(李俊清和祝宁, 1990); 另一方面, 生理衰老也会导致该龄级阶段植株大量死亡。除上述生物学特性与环境因素外, 也不能排除历史干扰事件对红松种群的影响。据报道, 20世纪初以来, 长白山阔叶红松林历经3次过度采

伐,致使红松大径级植株锐减,种群遭到破坏(于大炮等, 2019)。

### 3.2 红松种群的动态特征

植物种群的静态生命表、存活曲线、死亡率曲线和消失率曲线能够揭示种群的生存现状和种群对环境的适应机制(Wu *et al.*, 2010; Kang *et al.*, 2014; 秦爱丽等, 2020)。研究发现, 随龄级的增加, 红松种群的生命期望值呈先增后降的趋势, IV龄级种群具最大生命期望值, 说明该龄级种群对环境的适应能力最强, 生存质量最高; V龄级后, 随着植株个体的发育, 对空间和资源的需求逐渐增大, 种内和种间竞争作用增强, 期望寿命开始下降, 这与周赛霞等(2020)对庐山黄山松(*P. taiwanensis*)种群以及张亚芳等(2015)对黄土高原不同地区杜松(*Juniperus rigida*)种群的研究结果类似。从存活曲线可以看出, 红松种群属于Deevey-III型, 即种群内幼龄个体死亡率高, 这与上述种群年龄结构特征分析的结果相对应, 然而该研究结果与张悦等(2015)对长白山西北麓东升林场红松种群存活曲线趋近于Deevey-II型有所不同, 这可能与不同研究区域的生境差异、外界干扰以及调查范围有关。本研究中, 种群死亡率和消失率波动较为频繁, 呈现出双峰型, 即死亡率和消失率分别在II和XIII龄级达到高峰, 前者主要受生存空间和资源条件的限制, 而后者可能是种群生理衰老所致。

生存函数能够更直观、具体地反映种群增长与衰亡的动态过程(谭一波等, 2010)。研究发现, I-III龄级间种群生存率大于累计死亡率, 这是因为幼龄个体数量充足, 基本上能及时补充由竞争作用而导致的该龄级个体迁出或者死亡所造成的数量缺失; 在III龄级, 生存率等于累计死亡率, 种群达到平衡状态, 此后种群逐渐向衰退方向发展, 生存空间和资源条件有限以及个体自然衰老是红松种群进入衰退期的主要因素(张悦等, 2015; 董雪等, 2020)。此外, 本研究中, I-III龄级间种群生存率和累计死亡率的变化趋势较IV-XII龄级更明显, 死亡密度和危险率也具有前期大后期小的特点。4个生存函数曲线共同表明, 红松种群的更新过程具有阶段性, 即前期锐减、中期稳定、后期衰退。这与种群静态生命表及与其相关的存活曲线、死亡率曲线和消失率曲线的分析结果相同。

### 3.3 红松种群的谱分析与时间序列预测

种群更新的动态是通过该种群不同龄级个体数量的分布波动来表现(吴其超等, 2021)。伍业钢和韩进轩(1998)对小兴安岭、张广才岭和长白山次生林红松种群的研究显示, 该物种的天然更新具有320 a左右的大周期, 但种群个体数量存在小周期(70-107 a)和中等周期(140-160 a)的波动, 并认为这种周期性波动可能是维持红松种群稳定的一个机制。本研究结果与上述研究者的结论基本一致, 即红松种群天然更新过程呈现出基本周期内的小周期波动。从本研究结果来看, 红松种群的更新受基波 $A_1$ 影响较大, 基波的周期长度为种群本身所固有, 由种群波动的特性所决定, 表现了种群基本周期的波动(吴其超等, 2021)。因此, 红松种群的更新过程主要受物种生物学特性的控制, 具有明显的大周期。除受到基波的影响外, 红松种群还具有小周期波动现象。其中, 发生在IV和X龄级的小周期波动较为明显, 大量幼龄个体死亡和生理衰老可能是造成小周期波动明显的主要原因。在红松种群的生长过程中, 这种小周期的波动能够促进种群的自然稀疏及其数量调节, 从而维持其自身的稳定。

时间序列预测分析表明, 经历2个龄级时间后, 第II龄级种群个体数量减少, III-V龄级个体数在经过2、3、4个龄级时间后达到峰值, 随后开始下降, 表明红松幼龄个体难以向中龄阶段发展, 这在一定程度上限制了红松种群的自然更新。徐玮泽等(2018)报道的“长白山阔叶红松林红松种群在过去35年内几乎无进阶幼树产生”的结论可从另一侧面为上述结果提供佐证。VI-XIV龄级个体数在未来总体呈现增加的趋势, 整个红松种群向高龄级个体集中, 在外界环境保持良好的前提下, 种群会呈现增长趋势。然而, 一旦植株达到生理年龄后, 种群开始走向衰退。另外, 本研究中, 红松老龄个体数量虽然少但占据较大的上层空间, 因此, 从种群整体发展角度来看, 少数老龄个体的消亡可促使幼龄个体进入上层空间, 有利于种群更新和繁衍(李俊清和祝宁, 1990)。

### 3.4 红松种群的保护对策

红松是长白山阔叶红松林的主要建群种, 对维系该地区生物多样性、调节气候和维持生态平衡等具有至关重要的作用。过去一个多世纪, 受采伐的



影响, 长白山红松分布区呈锐减趋势(于大炮等, 2019), 因此, 亟待对红松进行有效的保护、恢复和重建。根据本研究结果, 长白山阔叶红松林红松种群更新与恢复存在以下问题: 一是种群幼龄个体死亡率高且难以成林; 二是在干扰情况下种群增长缓慢; 三是种群老龄个体衰亡明显。因此, 建议采取以下保护措施: 1)开展实生苗繁育和回归工作, 提高幼苗质量和存活率; 同时, 为防止远交衰退所带来的遗传退化, 实生苗的种子须从该原生种群采集(丁剑敏等, 2018)。2)采取封育保护措施, 避免对红松种群栖息地造成破坏。在封育保护的同时进行科学的经营和管理, 从而促进林下长期“蹲守”的小径级植株进入林冠层。3)实行近地保护, 选择与红松原生境具有相同气候条件的近地点进行人工育苗, 从而促进人工种群的恢复。4)目前已建立的长白山国家级自然保护区对该区植物资源保护起到了一定作用, 但诸如采集食用菌、药用植物等人为干扰因素仍较多, 加之近年来长白山地区旅游业逐渐兴起(马琳和李俊清, 2019), 建议加强对保护区的管理力度, 杜绝人为破坏。

## 参考文献

- Chen KY, Zhang HR, Zhang B, He YJ (2021). Population structure and dynamic characteristics of typical constructive species in natural secondary forest on the northern slope of Changbai Mountain. *Acta Ecologica Sinica*, 41, 5142-5152. [陈科屹, 张会儒, 张博, 何友均 (2021). 长白山北坡天然次生林典型建群种的种群结构及动态特征. *生态学报*, 41, 5142-5152.]
- Chen XD (1998). A study on the method of quantitative analysis for plant population and community structural dynamics. *Acta Ecologica Sinica*, 18, 214-217. [陈晓德 (1998). 植物种群与群落结构动态量化分析方法研究. *生态学报*, 18, 214-217.]
- Chhetri PK, Bista R, Cairns DM (2016). Population structure and dynamics of *Abies spectabilis* at treeline ecotone of Barun Valley, Makalu Barun National Park, Nepal. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 269-274.
- Deevey ES Jr (1947). Life tables for natural populations of animals. *The Quarterly Review of Biology*, 22, 283-314.
- Ding JM, Zhang XD, Li GL, Wang J, Huang J, Zhang ZX, Gao PX (2018). Genetic considerations in recovery of endangered plants. *Plant Science Journal*, 36, 452-458. [丁剑敏, 张向东, 李国梁, 王隽, 黄江, 张兆祥, 高浦新 (2018). 濒危植物居群恢复的遗传学考量. *植物科学学报*, 36, 452-458.]
- Dong X, Du X, Sun ZH, Gu HY, Chen XW (2020). Spatial pattern and intraspecific association of natural Korean pine population under the influence of habitat gradient. *Acta Ecologica Sinica*, 40, 5239-5246. [董雪, 杜昕, 孙志虎, 谷会岩, 陈祥伟 (2020). 生境梯度影响下的天然红松种群空间格局与种内关联. *生态学报*, 40, 5239-5246.]
- Fu JQ (2009). Current situation of natural Korean pine forests in northeast China and their management countermeasures. *Journal of Northeast Forestry University*, 37(2), 75-78. [傅俊卿 (2009). 东北天然红松林资源现状与保护经营对策. *东北林业大学学报*, 37(2), 75-78.]
- Ge JP, Guo HY, Chen D (1990). Study on age structure and spatial pattern of old-growth Korean pine forest in Lesser Xingan Mountain. *Journal of Northeast Forestry University*, 18(6), 26-32. [葛剑平, 郭海燕, 陈动 (1990). 小兴安岭天然红松林种群结构的研究. *东北林业大学学报*, 18(6), 26-32.]
- Harcombe PA (1987). Tree life tables. *BioScience*, 37, 557-568.
- Hett JM, Loucks OL (1976). Age structure models of balsam fir and eastern hemlock. *Journal of Ecology*, 64, 1029-1044.
- Jiang ZM, He ZS, Su H, Zhao H, Cai J (2018). Population structure and dynamic characteristics of endangered *Syringa pinnatifolia* Hemsl. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 2471-2480. [姜在民, 和子森, 宿昊, 赵涵, 蔡靖 (2018). 濒危植物羽叶丁香种群结构与动态特征. *生态学报*, 38, 2471-2480.]
- Kang D, Guo YX, Ren CJ, Zhao FZ, Feng YZ, Han XH, Yang GH (2014). Population structure and spatial pattern of main tree species in secondary *Betula platyphylla* forest in Ziwuling Mountains, China. *Scientific Reports*, 4, 6873-6881.
- Li JQ, Wang YJ (1986). Wave features of population changes of *Pinus koraiensis* in natural forest. *Chinese Journal of Ecology*, 5(5), 1-5. [李俊清, 王业蓬 (1986). 天然林内红松种群数量变化的波动性. *生态学杂志*, 5(5), 1-5.]
- Li JQ, Zhu N (1990). Structure of Korean pine and its dynamics. *Chinese Journal of Ecology*, 9(1), 6-10. [李俊清, 祝宁 (1990). 红松的种群结构与动态过程. *生态学杂志*, 9(1), 6-10.]
- Li YL, Yang H, Kang XG, Qiu S (2014). Population structures and dynamics of *Abies nephrolepis* and *Picea koraiensis* in the Changbai Mountains of northeastern China. *Journal of Beijing Forestry University*, 36(3), 18-25. [李艳丽, 杨华, 亢新刚, 邱实 (2014). 长白山云冷杉种群结构和动态分析. *北京林业大学学报*, 36(3), 18-25.]
- Liu HY, Jin XL, Shen SY, Zhang RQ (2012). Population quantitative characteristics and dynamics of rare and endangered plant *Davidia involucrata* in Hunan Province. *Acta Ecologica Sinica*, 32, 7738-7746. [刘海洋, 金晓玲, 沈守云, 张日清 (2012). 湖南珍稀濒危植物——珙桐种群数量动态. *生态学报*, 32, 7738-7746.]
- Liu S, Hou MM, Liao JX, Wang JW, Xiao C, Fan XH (2016). Local biotic neighborhood and habitat heterogeneity drive tree seedling survival dynamics in a temperate forest.

- Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 22, 639-645. [刘帅, 侯漫漫, 廖嘉星, 王均伟, 肖翠, 范秀华 (2016). 生物邻体和生境异质性共同驱动乔木幼苗存活动态. 应用与环境生物学报, 22, 639-645.]
- Ma JL, Zhuang LW, Chen D, Li JW (1992). Geographic distribution of *Pinus koraiensis* in the world. *Journal of Northeast Forestry University*, 20(5), 40-48. [马建路, 庄丽文, 陈动, 李景文 (1992). 红松的地理分布. 东北林业大学学报, 20(5), 40-48.]
- Ma L, Li JQ (2019). Systematic conservation planning optimization for the broad-leaved Korean pine mixed forest conservation network system in the Changbai Mountain Region, China. *Acta Ecologica Sinica*, 39, 8547-8555. [马琳, 李俊清 (2019). 基于系统保护规划的长白山阔叶红松林保护网络优化研究. 生态学报, 39, 8547-8555.]
- Meng LJ, Yao J, Qin JH, Fan CY, Zhang CY, Zhao XH (2018). Drivers of composition and density pattern of tree seedlings in a secondary mixed conifer and broad-leaved forest, Jiaohe, Jilin, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 653-662. [孟令君, 姚杰, 秦江环, 范春雨, 张春雨, 赵秀海 (2018). 吉林蛟河针阔混交林乔木幼苗组成及其密度格局影响因素. 植物生态学报, 42, 653-662.]
- Nunes YRF, Petrere M Jr (2012). Structure and dynamics of a *Cariniana estrellensis* (Lecythidaceae) population in a fragment of Atlantic Forest in Minas Gerais, Brazil. *Rodriguésia*, 63, 257-267.
- Qin AL, Ma FQ, Xu GX, Shi ZM, Chen QY (2020). Population structure and dynamic characteristics of a rare and endangered tree species *Michelia wilsonii* Finet et Gagn. *Acta Ecologica Sinica*, 40, 4445-4454. [秦爱丽, 马凡强, 许格希, 史作民, 陈其勇 (2020). 珍稀濒危树种峨眉含笑种群结构与动态特征. 生态学报, 40, 4445-4454.]
- Qiu H, Shu H, Wu ZF, Li ML, Yin Z, Zhang CY, Zhao XH (2020). Influencing factors of composition and abundance pattern of tree seedlings in broad-leaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) mixed forest, Changbai Mountain, China. *Acta Ecologica Sinica*, 40, 2049-2056. [邱华, 舒皓, 吴兆飞, 李明鲁, 殷正, 张春雨, 赵秀海 (2020). 长白山阔叶红松林乔木幼苗组成及多度格局的影响因素. 生态学报, 40, 2049-2056.]
- Tan YB, Zhan CA, Xiao ZX, Yang HD, Peng JH, Wu KS (2010). Population structure and dynamic characteristics of *Machilus chinensis* in Nan'ao Island, Guangdong Province. *Chinese Journal of Ecology*, 29, 1901-1906. [谭一波, 詹潮安, 肖泽鑫, 杨海东, 彭剑华, 吴凯胜 (2010). 广东南澳岛中华楠种群结构及动态特征. 生态学杂志, 29, 1901-1906.]
- Tasiken H, Cai HY, Jin GZ (2021). Effects of canopy structure on productivity in a typical mixed broadleaved Korean pine forest. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 38-50. [哈努拉·塔斯肯, 蔡慧颖, 金光泽 (2021). 树冠结构对典型阔叶红松林生产力的影响. 植物生态学报, 45, 38-50.]
- Wang T, Liang Y, Ren HB, Yu D, Ni J, Ma KP (2004). Age structure of *Picea schrenkiana* forest along an altitudinal gradient in the central Tianshan Mountains, northwestern China. *Forest Ecology and Management*, 196, 267-274.
- Wu HQ (1989). Dynamics of Korean pine population in birch forests of the Changbai Mountain. *Chinese Journal of Ecology*, 8(5), 16-18. [乌弘奇 (1989). 长白山白桦林中红松种群动态的研究. 生态学杂志, 8(5), 16-18.]
- Wu JX, Zhang XM, Deng CZ, Liu GJ, Yan HL (2010). Characteristics and dynamics of *Populus euphratica* population at lower reaches of Tarim River. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 24, 164-169. [吴俊侠, 张希明, 邓潮州, 刘国军, 阎海龙 (2010). 塔里木河下游胡杨种群特征与动态分析. 干旱区资源与环境, 24, 164-169.]
- Wu QC, Zang FQ, Li CC, Ma Y, Gao Y, Zheng YQ, Zang DK (2021). Population structure and dynamics of endangered *Populus wulianensis*. *Acta Ecologica Sinica*, 41, 5016-5025. [吴其超, 臧凤岐, 李呈呈, 马燕, 高燕, 郑勇奇, 臧德奎 (2021). 濒危树种五莲杨种群结构与动态特征. 生态学报, 41, 5016-5025.]
- Wu YG, Han JX (1988). A spectral analysis of the population dynamics of Korean pine in the mixed broad-leaved *Pinus koraiensis* forest. *Chinese Journal of Ecology*, 7(1), 19-23. [伍业钢, 韩进轩 (1988). 阔叶红松林红松种群动态的谱分析. 生态学杂志, 7(1), 19-23.]
- Xiao C, Liu S, Huang Z, Fan Y, Wang JW, Zhao XH, Tang JY (2015). Effects of biotic and abiotic factors on tree seedling survival in a broad leaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) mixed forest on Changbai Mountain. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 6557-6565. [肖翠, 刘帅, 黄珍, 樊莹, 王均伟, 赵秀海, 唐景毅 (2015). 长白山阔叶红松林中影响乔木幼苗存活的关键因素. 生态学报, 35, 6557-6565.]
- Xiao YA, He P, Li XH, Deng HP (2004). Study on numeric dynamics of natural populations of the endangered species *Disanthus cercidifolius* var. *longipes*. *Acta Phytoecologica Sinica*, 28, 252-257. [肖宜安, 何平, 李晓红, 邓洪平 (2004). 濒危植物长柄双花木自然种群数量动态. 植物生态学报, 28, 252-257.]
- Xu WZ, Liu QJ, Meng SW, Zhou G (2018). Long-term monitoring of tree population dynamics of broad-leaved Korean pine forest in Changbai Mountains, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 29, 3159-3166. [徐玮泽, 刘琪璟, 孟盛旺, 周光 (2018). 长白山阔叶红松林树木种群动态的长期监测. 应用生态学报, 29, 3159-3166.]
- Yang CP, Wei L, Jiang J, Liu GF, Zhao GY (2005). Analysis of genetic diversity for nineteen populations of *Pinus sibirica* Du Tour with technique of ISSR. *Journal of Northeast Forestry University*, 33(1), 1-3. [杨传平, 魏利, 姜静, 刘桂丰, 赵光仪 (2005). 应用ISSR PCR对西伯利亚红松

- 19个种源的遗传多样性分析. 东北林业大学学报, 33(1), 1-3.]
- Yang FX, Wang SQ, Xu HG, Li BQ (1991). The theory of survival analysis and its application to life table. *Acta Ecologica Sinica*, 11, 153-158. [杨凤翔, 王顺庆, 徐海根, 李邦庆 (1991). 生存分析理论及其在研究生命表中的应用. 生态学报, 11, 153-158.]
- Yang LR, Zhang ZL, Yun Y, Yan WP, Chen X, Zhang L, Zheng DJ, Chen JL (2018). The population structure and dynamics of *Dracaena cambodiana*, an endangered tree on Hainan Island. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 2802-2815. [杨立荣, 张治礼, 云勇, 严武平, 陈宣, 张浪, 郑道君, 陈加利 (2018). 濒危植物海南龙血树的种群结构与动态. 生态学报, 38, 2802-2815.]
- Yu DP, Zhou WM, Bao Y, Qi L, Zhou L, Dai LM (2015). Forest management of Korean pine and broadleaf mixed forest in Northeast China since the implementation of Natural Forest Protection Project. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 10-17. [于大炮, 周旺明, 包也, 齐麟, 周莉, 代力民 (2015). 天保工程实施以来东北阔叶红松林的可持续经营. 生态学报, 35, 10-17.]
- Yu DP, Zhou WM, Zhou L, Dai LM (2019). Exploring the history of the management theory and technology of broad leaved Korean pine (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) forest in Changbai Mountain Region, Northeast China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 30, 1426-1434. [于大炮, 周旺明, 周莉, 代力民 (2019). 长白山区阔叶红松林经营历史与研究历程. 应用生态学报, 30, 1426-1434.]
- Zhang Q, Fan SH, Shen HL (2003). Research and development on the growth environment of the young tree of *Pinus koraiensis* in *Pinus koraiensis*-broadleaved mixed forest. *Forest Research*, 16, 216-224. [张群, 范少辉, 沈海龙 (2003). 红松混交林中红松幼树生长环境的研究进展及展望. 林业科学研究, 16, 216-224.]
- Zhang XP, Yu LZ, Yang XY, Huang JQ, Yin Y (2021). Population structure and dynamics of *Pinus koraiensis* seedlings regenerated from seeds in a montane region of eastern Liaoning Province, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 33, 289-296. [张晓鹏, 于立忠, 杨晓燕, 黄佳琪, 殷有 (2021). 辽东山区天然更新红松幼苗种群结构与动态. 应用生态学报, 33, 289-296.]
- Zhang Y, Yi XM, Wang YX, Ji LZ, Wu PL (2015). Impact of tree harvesting on the population structure and dynamics of *Pinus koraiensis* (Pinaceae). *Acta Ecologica Sinica*, 35, 38-45. [张悦, 易雪梅, 王远遐, 姬兰柱, 吴培莉 (2015). 采伐对红松种群结构与动态的影响. 生态学报, 35, 38-45.]
- Zhang YF, Li DW, Wang M, Liu P (2015). Population structure and dynamics of *Juniperus rigida* in different regions of Loess Plateau. *Scientia Silvae Sinicae*, 51(2), 1-10. [张亚芳, 李登武, 王梅, 刘盼 (2015). 黄土高原不同地区杜松种群结构与动态. 林业科学, 51(2), 1-10.]
- Zhao Y, Liu JQ, Chen XL, Yang MM, Cao JH, Qi R, Cao XW (2020). Population structure characteristics of *Picea purpurea* in the upstream of Taohe River. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 44, 266-276. [赵阳, 刘锦乾, 陈学龙, 杨萌萌, 曹家豪, 齐瑞, 曹秀文 (2020). 洮河上游紫果云杉种群结构特征. 植物生态学报, 44, 266-276.]
- Zhou SX, Peng YS, Zhan XH, Zhang L, Liang TJ, Liu XP, Pan FX (2020). Population structure and numeric dynamics of *Pinus taiwanensis* in Lushan Mountain of Jiangxi Province. *Guihaia*, 40, 247-254. [周赛霞, 彭焱松, 詹选怀, 张丽, 梁同军, 刘向平, 潘福兴 (2020). 庐山黄山松种群结构及数量动态研究. 广西植物, 40, 247-254.]

特邀编委: 臧润国 编辑: 乔鲜果