

# 林分密度研究评述

## ——关于 3/2 乘则理论\*

李 凤 日

**摘要** 通过回顾近 30 a 来对植物种群自然稀疏规律——3/2 乘则理论的研究结果,全面评价了这一密度理论及其对林分自然稀疏上限线的适合性,并得出结论:林分生长发育过程中,由于树冠形状及林隙发生动态变化,因此不满足 3/2 乘则。建议采用同一林分的林木大小及林木株数之间动态变化规律,重新建立林分密度理论。

**关键词** 3/2 乘则、自然稀疏线、林分密度

在植物自然稀疏过程中,描述其大小与种群最大密度之间关系的最一般模型为依田等<sup>[1,2]</sup>提出的“自然稀疏 3/2 乘则”,即:

$$W = k \times N^{-\beta} \quad (\beta = 3/2) \quad (1)$$

式中:  $W$  ——生物量;  $N$  ——单位面积株数;  $k$  ——截距参数;  $\beta$  ——自然稀疏的斜率。对许多植物及树种,因(1)式中的幂指数为一常数 $-3/2$ ,与年龄、立地、光照强度均无关,故称其为“3/2 乘则”。近 20 a 来(尤其是 1970~1984 年),它的通用性引起生态学界的众多注意,并得到高度评价,被认为是“植物种群生态学中的一个最一般的原理”<sup>[3]</sup>,“在植物种群生态学中描述种间密度制约调整的最牢固而广泛应用的理论模型之一”<sup>[4]</sup>,“为生态学证明的第一个基本定律”<sup>[5]</sup>。

然而进一步的研究表明,这一定律存在理论上的不一致和经验上的不精确等问题<sup>[6~10]</sup>,认为这定律是错误的。后来,又出现了第二次支持这一定律的浪潮<sup>[11,12]</sup>,他们针对反对意见进行了解释和反驳,针对这种情况,Zeide<sup>[13]</sup>进一步指出了自然稀疏定律的错误观点。

## 1 3/2 乘则的基本理论

依田等人<sup>[1]</sup>为了从理论上解释所观察到的植物种群平均单株重量与密度之间上渐线的数量关系(即 3/2 乘则),在一些条件及两个假设基础上构造了几何模型。

假设条件为某植物种群结构为单层,在种群内生境条件和年龄组成多少有些单一,但种群间却可能大不相同。初始植物密度足够大,并在每个种群中均有自然稀疏过程,在满足这些条件下,进一步提出两个假设:(1)同一植物种无论其生长阶段和生境条件如何,总保持其相同的几何体;(2)仅当种群总盖度保持或超过 100%时才会发生自然稀疏。在推导过程中还隐含了一个假设,即:(3)植物体的重量(或体积)为植物体某一特殊线性维数的 3 次幂函数<sup>[1,3]</sup>。

当用  $S$  表示平均单株植物的占地面积,由第二个假设可得  $N \propto S^{-1}$ ,如果植物体重量( $W$ )

1994-05-28 收稿。

李凤日副教授(东北林业大学森林资源与环境学院 哈尔滨 150040)。

\* 本研究属 1992 年国家自然科学基金项目“我国主要人工用材林生长模型、经营模型及优化控制”及“落叶松人工林林分密度动态规律研究”的研究内容之一。

与线性维数( $L$ )的3次幂成比例,而 $S \propto L^2$ ,故由第一个假设可得 $S \propto W^{2/3}$ ,因此可导出(1)式。依田等人也承认以上条件及假设严格来讲是很难满足的,但 $3/2$ 乘则的通用性表明这一模型可以“粗略近似来予以接受”。显然, $3/2$ 乘则纯属经验所得。White<sup>[14]</sup>通过相对生长关系,指出植物种群在其发育过程中很少能满足第一和第三两个假设,这是因为植物体形状受相邻植物竞争而发生变化,而第二个假设还可以接受。

自从 White 和 Harper<sup>[2]</sup>将 $3/2$ 乘则介绍到西方国家之后,曾引起植物生态学界极度重视,特别是1978~1984年间,掀起了研究自然稀疏规律的热潮,现简述如下。

### 1.1 $3/2$ 乘则的适用性

1.1.1 植物形态对自然稀疏线的影响 不同植物种的形态对自然稀疏线影响是不明显的<sup>[15]</sup>,只是认为单子叶植物的 $k$ 值大于双子叶植物,但遵从 $3/2$ 乘则(斜率相同)。这是由于它们的形态不同而引起的。Harper<sup>[5]</sup>指出:与圆形树冠的树种相比,锥形树冠树种的自然稀疏线截距大。原因是由于窄树叶可提高接受光的效能,从而在某一固定的体积空间内积累更多的生物量。

1.1.2 施肥对自然稀疏线的影响 许多研究均表明自然稀疏线的截距和斜率均不受施肥量(或立地条件)的影响,不同立地条件下种群达到自然稀疏线的速度不同,但遵从相同的稀疏轨迹,这种现象被称之为苏卡乔夫效应。White<sup>[14]</sup>指出虽说典型立地肥力的差异仅改变沿着一个共同的轨迹稀疏的速率,但一些施肥处理在某些森林中可以改变 $\log k$ ,而不改变斜率。

1.1.3 光照对自然稀疏线的影响 早期实验结果表明:随着光照强度的降低,自然稀疏线的斜率从 $-3/2$ 变为 $-1$ 。Westoby 和 Howell<sup>[16]</sup>通过在温室里栽培相同初植密度的甜菜,用遮荫的方法研究了不同光强100%、55%、37%、25%、18%和9%对 $3/2$ 乘则规律的影响,结果反驳了以前的结论。他们的研究表明,对 $\geq 18\%$ 的五种不同等级的光强,其斜率基本一致,近似等于 $-1/2(\log B - \log N)$ ,但 $\log k' = (N = 1000/m^2)$ 随着光强增大而增大( $B$ 为生物量)。

1.1.4 不同植物种群的自然稀疏规律  $3/2$ 乘则的支持者们,通过研究小的植物到大的树种种群之自然稀疏而得出结论,斜率 $\beta$ 非常接近 $3/2$ 。通过生长与生态习性完全不同的许多种 $W-N$ 的极端数据,论证了 $3/2$ 乘则的一般性<sup>[1,3,11,12,14~16]</sup>。后来进一步研究认为这一规律不仅可以用来描述种间大小——密度关系,还可用于不同植物类型和生长形式的种群之中<sup>[14]</sup>,甚至对所有植物种可用一个相同的自然稀疏规律来描述<sup>[17]</sup>。

1.1.5 不同器官的自然稀疏线  $3/2$ 乘则是反映平均单株总重量(包括根量、叶量、枝量和干量)与密度的最大组合极限线,若采用植物器官作为变量则模型的参数会有所改变,普遍的结论为总平均重量的 $\beta$ 值小于某一器官(如干量的 $\beta$ 值),但呈现相同的稀疏规律,故遵从 $3/2$ 乘则。Sprugel<sup>[7]</sup>研究高密度香脂冷杉天然林得出结果:总生物量 $\beta = 1.24$ ;干量 $\beta = 1.43$ ;叶量 $\beta = 1.02$ 。叶量的斜率约为1,故叶量与密度无关,在绝大多数林分中,当树冠郁闭后叶量恒定<sup>[3,7,17]</sup>。

1.1.6 树种耐荫性与自然稀疏线 依田等人<sup>[1]</sup>指出: $3/2$ 乘则线的斜率因树种不同而经常有些差异。对这一点,因无具体数据尚不能得出精确的结论,但一般来讲阳性树种更接近 $3/2$ 乘则,然而耐荫树种其 $\log W - \log N$ 斜率将大于 $3/2$ 。Zeide<sup>[8]</sup>通过对美国南方松树4个树种的自然稀疏线指出:荫性树种斜率 $\beta$ 及截距 $k$ 均小于阳性树种,并指出树木大小是时间和自然稀疏之间的媒介,它的增大导致树木株数的下降,而不是时间本身,因此,在预测树木株数时,

树木大小要比时间变量更佳。他根据  $V = k \times N^{-\beta}$  定义了自然稀疏率:

$$R = - [(dN/N)/(dV/V)] = 1/\beta \quad (2)$$

由(2)式可知  $R \propto 1/\beta$ , 因此, 阴性树种自然稀疏率( $R$ )大于阳性树种, 他的结论澄清了从前对这一问题的争论。

### 1.2 3/2 乘则公式的推导及应用

推导 3/2 乘则主要有两种方法: ①同速生长模型<sup>[1]</sup>: 通过假设植物在其生长过程中保持相同的形状, 直接导出 3/2 的幂指数。②相对生长模型<sup>[14, 19]</sup>: 这种推导认为: 植物随着其大小的增长而改变其形状。

其中①推导过程, 上文已作了介绍, 但由于许多树种生长并非为同速地增大, 因此, 用这一模型来解释自然稀疏规律并未得到普遍承认。但是用相对生长理论所推导出的稀疏线斜率值  $\beta$  明显偏离经验的常数 3/2, 现列举 2 例:

Mohler 等<sup>[18]</sup>通过假设:  $W \propto H \times D^2$ ,  $H \propto D^p$  而树冠半径  $R \propto D^a$ ,  $N \propto R^{-2}$ , 故有  $W \propto D^{(2+p)}$ ,  $N \propto D^{-2a}$ , 由此导出了平均重量与密度的关系:

$$W = k \times N^{-(2+p)/2a} \quad (3)$$

式中  $p, a$  分别表示  $H$  与  $D, R$  与  $D$  之间的相对生长系数。

在他们所研究的 10 个树种的  $p$  值范围为: 0.48~0.84, 而  $a$  值为: 0.62~0.71 (5 个树种)。自然稀疏线的斜率范围为: -1.75~-2.29, 显然与理想值 -1.5 不匹配。他们认为“这种明显的矛盾可通过稀疏过程中研究林分结构的变化来得到解决”。

White<sup>[14]</sup>认为林分发育过程中其形状以一种有规则的方式发生变化。他根据两个假设①  $W \propto D^S$ , ②  $N \propto CA^{-1} \propto D^{-2a}$ , 导出  $W-N$  之间幂函数方程:

$$W = k \times N^{-S/2a} \quad (4)$$

并指出: 由于在林木发育过程中,  $W \propto D^S$  的幂指数平均值  $S=2.5$  似乎不发生变化, 因此, 树木形状的相对生长幂指数, 以及树木形状与密度之间关系, 似乎在求导上述方程时起着决定性作用。在林分发育过程中,  $a$  值从大变小, 故(4)中幂指数将从低值变为较高值。在他所列 22 个数据的  $a$  值范围: 0.61~1.6, 则  $\beta$  范围为: 0.78~2.1。若不固定  $S$  值, 则  $\beta$  值会偏离传统的稀疏规律, 但他指出“应象往常一样, 我们必须接受经验上的真实性, 而不能接受相对生长关系推导中潜在的错误”。

从以上采用相对生长理论和同速生长理论对 3/2 乘则的解释及一些经验数值中, 意识到要弄清某一同龄纯林自然稀疏规律, 必须首先弄清林分发展不同阶段各测树因子相对生长变化的动态规律, 如: 树木形状、冠形及林分结构等。从以往经验来看林分中有  $W \propto d^a$  关系, 且  $a$  值比较稳定, 因此, 研究树冠动态规律和林分结构规律的变化是其关键。3/2 乘则理论主要用于两个方面: (1) 构造生物生长模型。(2) 建立林分密度控制图。

## 2 对自然稀疏 3/2 乘则的异议

过去近 20 a 里, 尽管 3/2 乘则的众多支持者们, 其实验数据与 3/2 乘则相差甚远, 但由于他们思想中总是存在着同一性, 企图坚持确认这一通用常数的存在, 使他们难以自圆其说。这反映了人们思维上的一种缺陷。我们在科学研究中总是倾向于得到同一的、常量的结果, 当然

无论从规律的表达形式,还是求解,采用这种通用性和同一性要比变化的和分化的结果方便得多,这或许是众学者近 20 多年对 3/2 乘则研究后未提出异议的原因。

由于森林的长周期性,无论是实验条件控制还是观测都很困难,故多数研究者均以草本植物或灌木而很少以林木作为 3/2 乘则的研究对象。因此,“尽管这一规则受到广泛的认同,但至今尚无一篇文章能够提供某一树种的数据来毫无问题地支持这一规则”<sup>[8]</sup>。

首先对“3/2 自然稀疏定律”提出否定意见的是 Sprugel<sup>[7]</sup>,他在研究美国东部高海拔山地波纹状更新的香脂冷杉天然林密度、生物量及养分循环等问题时发现,在林分郁闭前后,树木形状是发生变化的,林分开始发生自然稀疏后满足方程:

$$\log W = 3.94 - 1.24 \log N \quad (5)$$

式中:W——表示地上部分平均单株重量。其斜率与期望值(-1.5)相差甚远。他认为,从前的研究多以树干生物量、干材积或商品的材积来表示因变量,而不用地上部分总生物量。因此,他认为(5)式实际上可能是木本植物的典型,故得出结论:斜率为-1.5 的稀疏规律不能成为描述木本植物的定律。

Zeide<sup>[9]</sup>通过研究美国南方 4 种松树不同立地条件下的自然稀疏规律后对 3/2 乘则作了重新评价:斜率系数  $\beta$  并非为常数而是一个变量; $\beta$  值大于 3/2(因为 Zeide 用的是 V)。他认为如果能满足以下 2 个条件时,自然稀疏线的斜率才能等于-3/2:

(1) 树冠直径的平方与树木所占地面面积成比例:  $CW^2 \propto S$

(2) 树冠直径的立方与树木重量或材积成比例:  $CW^3 \propto V$

这两个关系在完全郁闭的林分中不能成立,原因是:树冠的重叠度随着林分密度的增大而增大,这意味着:在同一林分中, $CW^2$  与 S 不成比例,它们之间的关系随着林木大小的变化而变化;若 CW 与 H 成比例则将会有:  $CW^3 \propto V$ ,但实际上并非如此,树冠通常只占树干长度的一部分,故自然稀疏线斜率不是常数-3/2。

Weller<sup>[10]</sup>对以往认为遵从自然稀疏规律的证据,作了重新检验和分析。他认为,以前对拟合稀疏线和检验是否符合 3/2 乘则等方面问题,均未得到满意的解决,因此他从以下 4 方面进行改进:(1)原始数据取舍;(2)由于平均单株生物量与植物密度之间相关,从统计上讲是无效的,故应分析种群生物量(B)与密度的相关关系( $\log B - \log N$ );(3)拟合方法;(4)统计假设检验,重新分析了以前被引用来支持自然稀疏规律的 63 个单种群数据,结果有 19 个表明  $\log B - \log N$  相关不显著,20 个表明其斜率值显然与-1/2 不同( $\alpha=0.05$ )。进一步分析表明:(1)稀疏线的斜率值,比当前所接受的值变化范围大得多;(2)不同植物组(如单子叶、双子叶、被子植物、裸子植物等)的  $k$  和  $\beta$  值具有显著差异;(3)自然稀疏与林木耐荫性具有明显相关性;(4)相同种的不同林分具有不同的自然稀疏线。最后他得出“作为稀疏线的一个量化的规律应予以抛弃,而对许多关于这一规律的一般性、理论重要性及应用性等主张,应仔细地作一重新评价”的结论。

Zeide<sup>[9]</sup>又对自然稀疏的 3/2 乘则从树冠郁闭动态角度作了分析,指出依田等人所提出的两个假设在现实林分中是不存在的。在同龄纯林中,自然稀疏过程包含以下两个部分:由于树木枯损形成空隙和活立木的生长填充一部分空隙,这两种相反的过程相互间达不到平衡,因此林分永远达不到完全郁闭。在林分发育的早期阶段,即高生长的顶峰期,林冠郁闭度最大,随后逐渐下降直至伐前更新。Zeide<sup>[13]</sup>着重从理论和实验数据分析了林冠动态,从而证明:自然稀疏

的速率是随年龄、树种、立地和其它因子的不同而变化的。他得出结论:自然稀疏的极限线并不存在任何常数斜率( $\log B - \log N$  座标),一般它是一条下凹的曲线,当林冠郁闭度最大时,稀疏线的斜率大于定律所预估的值(1/2),并随着郁闭度的下降,这一条线斜率将有所下降;将大量稀疏线的圆滑曲线罗列到一起时,也许会出现近似的一条直线,但这种作法并未反映某一林分的真正稀疏线;或许在林分发育某一刻会出现-1/2的斜率。草本植物体比树木小,因此,植物的生长发育过程中,其形状和郁闭变化过程不如树木明显,这就是为什么许多研究植物的自然稀疏线的斜率变动小的原因。若是真正了解植物自然稀疏规律,应以树木为基础来研究。

综上所述对 3/2 乘则的批评可知,斜率存在着很大的偏差,其变化范围为-3.75~-0.96,即使对那些生长在最佳条件并能较长时间保持林冠郁闭的林分,其斜率值也超过-3/2,故将 3/2 乘则用于林分中是不恰当的,应从某一林分整个动态变化过程来作进一步分析,而不是用大量不相关林分的统计数据进行论证。

### 3 关于 3/2 乘则两种观点的争论

针对以上对 3/2 乘则的异议,3/2 乘则的热心支持者们又进行了反攻击。

首先 Osawa 和 Sugita<sup>[11]</sup>对 Weller<sup>[19]</sup>的大量统计分析结果提出了异议,他们指出:Weller 对“自然稀疏线”定义的解释,采取了比其原始定义更为自由的方式。自然稀疏线最初含义为:某一植物密度下,植物产量的上限值;因此他们认为如果人们坚持其原始、更为保守的定义的话,Weller 的统计分析结果与依田等人的结果一样。认为因过密而发生枯损与沿自然稀疏线的枯损含义不同,前者可能会沿植物产量上界限进行,然而,通常是在远离并低于上界限时,就会发生这种枯损,Weller 混淆了这两者的区别。他们认为 Weller 文中所用数据有些属于受密度制约枯损,并非代表上限界,但他们认为这些点沿自然稀疏线枯损,故 Weller 用这些数据所拟合的直线不是上限线。基于这些论点,他们认为“Weller 用于检验的绝大多数数据不能构成推翻自然稀疏线的基础”,“然而,我们同意 Weller 的意见,自然稀疏线的斜率可以取-1/2 以外的其它值”,他们也承认斜率值受树种、耐荫性及其它一些因素的影响,但“至少自然稀疏线规律仍不失为一个经验的规则”。

同样 Lonsdale<sup>[12]</sup>指出,Weller<sup>[19]</sup>检验时所用的数据有些并不满足研究自然稀疏的要求,若采用包含发生自然稀疏现象的早期数据来拟合,其斜率则会偏离理想数值-3/2。并指出 Weller 数据中因变量不一致,有些为地上部分生物量(BA),而有些数据则为总生物量(BT)。因此,其数据本身就存在着偏差。故 Lonsdale 在 Weller 原始数据基础上,去掉了含有总生物量的数据,并将发生自然稀疏的初期数据剔除,保证种群完全集中于极限线。结果表明:自然稀疏线的斜率与-1/2 具有显著差异,但最终推翻这一假设需要在严格控制的实验条件下作进一步检验,他推翻了 Weller 关于自然稀疏线的两个参数随树种组、耐荫性及相对生长关系等条件变化而呈现系统变化的结论,指出即使存在某种程度的相关性也是相当微弱的,故这些问题尚不能得出完满结论,因此他最后建议:“不必要进一步从收集的大量数据中寻找这种变化趋势,这种方法过去使我们在这方面得出错误的结果,现在所需要的是一种严格控制的有关自然稀疏的试验”。

后来,针对 3/2 乘则的第二次支持浪潮,Zeide<sup>[13]</sup>从林冠郁闭的动态变化角度再一次阐明

实际稀疏线会偏离上限线而不是接近它。指出林冠郁闭是两个相反进程之间的调和:树冠横向生长增加郁闭;而树木死亡减少郁闭。在林分发育过程中,如果树木间隙面积变小则实际稀疏线会与极限线会合,但他从林木衰老及冠长与冠幅之间相对生长关系的论点证明,除非在郁闭前的早期阶段,否则不会会合。

## 4 讨 论

通过对 3/2 乘则理论近 10 a 的反复争论,有些问题得到一致的看法,但问题的中心尚存在着分歧,即一些研究者相信,实际的稀疏线与极限线会合,而另一些则认为它们相背离。按照这两种观点,McFadden 和 Oliver<sup>[20]</sup>提供了现实林分如何趋向于最大密度线的两种理论模式:第一种表示不同初植密度的林分其大小——密度轨迹逐渐趋向于共同的最大密度线;第二种则表明不同初植密度林分先趋向于可能的最大密度线中的某一点,之后以相同斜率(平行线)与之背离,其截距与初植密度成反比关系。

在同龄纯林的发育过程中,若完全满足依田等<sup>[1]</sup>提出的两个假设,即树冠形状和水平树冠郁闭保持不变,则自然稀疏规律是完全正确的。事实上在现实林分中很难满足这两个假设条件。由于机械与生态的原因,树冠的形状随树木的生长而变化,这一点已得到该定律的支持者和反对者的一致承认。争论的焦点是关于树冠郁闭不变的假设。而这种假设和实际林分动态存在着差异。许多研究者均认为在林分发育过程中,实际的稀疏线趋向于上限线。这种观点认为:同龄林水平林冠随年龄增加而增加,并达到最大值,然后一段时间保持不变。显然对林分来讲,这种观点很少得到实验证据或理论推理的支持,也与最终收获量一定的原则相违背。

最近 Puettmann 等<sup>[17]</sup>通过对红枝桤木(*Alnus rubra* Bong.)及花旗松(*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco)密度试验的长期固定样地的林木大小——密度轨迹的数学模拟,指出不同树种最大密度线斜率是不同的,不能对所有树种采用一个共同的斜率。但是,他们认为对于红枝桤木无论其初始密度和起源如何,其林木大小( $D_g$ )与密度( $N$ )的轨迹形状相同且最终趋向于一个共同的最大密度线( $\beta=0.64$ )。

相反的观点则通过分析林隙动态和林木结构的变化,证明林冠郁闭达到最大值后,逐渐下降,使得实际稀疏会偏离上限线,它是一条曲线变化过程。

从现实林分的动态角度考虑,第二种观点更加合理,任何林分绝不会一成不变,林分生长是一个动态过程,绝不会保持某一种静止状态,这需要从实际林分的长期观测中得到进一步论证。从直观上看,将生长在不同生境条件下的林分,用一通用的公式来描述其大小与密度关系的动态过程,显然不太可能,应从林分的本身内在规律来具体分析,才能正确理解其自然稀疏过程。

对 3/2 乘则的争论和分歧,并未贬低这一定律的重要性,它引发的争论话题表明该定律的巨大成功。“这种成功与其说在于它对自然稀疏的准确描述,不如说在于它能吸引生态学界注意植物的大小与数量之间的关系”<sup>[13]</sup>。

尽管对 3/2 乘则看法存在原则上的分歧,但经过反复研究,以下几个问题已得到普遍的承认:(1)树冠形状随林分生长而变化;(2)自然稀疏的斜率并非正好为 $-3/2$ ;(3)自然稀疏线的斜率受树种、立地等因素的影响;(4)研究 3/2 乘则时不能采用大量罗列到一起的不相关林分

数据,而应以某一林分的动态观测数据为基准,且确定出属于上限范围;(5)因变量应用单位面积产量即  $\log B - \log N$ ; (6)参数估计时采用了主成份分析法,而不用最小二乘法。这是因为只有处理一个随机变量依赖一个非随机变量并且那个独立变量没有误差时,采用最小二乘法才是准确的,但  $\log B - \log N$  不满足这一条件,属误差模型。

有关对 3/2 乘则的讨论,对研究林分密度得到如下启示:(1)任何林分密度指标与年龄、立地、树种等因素无关的结论是不确切的;(2)实际林分密度指标的动态变化是偏离上限线的曲线,但在其某一阶段为直线;(3)建立最大密度线的数据应来自同一林分的动态过程,而不应采用生长在不同生境条件下的林分数据;(4)研究林分密度动态规律应结合林分结构动态和林冠动态规律来进行;(5)分析林分密度动态时应分阶段来进行;(6)自变量与树冠和  $N/\text{hm}^2$  相关紧密。

### 参 考 文 献

- 1 Yoda K, Kira T, Ogawa H, et al. Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions. *J. Biol. Osaka City Univ.*, 1963, 14:107~109.
- 2 White J, Harper J L. Correlated changes in plant size and plant population. *J. Ecol.*, 1970, 58:467~485.
- 3 Long J N, Smith F W. Relation between size and density in developing stands; A description and possible mechanisms. *For. Ecol. Manage.*, 1984, 7:191~206.
- 4 Pitelka L F. Application of the -3/2 power law to clonal herbs. *American Naturalist*, 1984, 123:442~449.
- 5 Harper J L. Population biology of plants. Academic Press, London, 1977, 892.
- 6 West P W, Borough C J. Tree suppression and the self-thinning in evenaged monocultures of *Pinus radiata* D. don. *Ann. Bot.*, 1983, 52:149~158.
- 7 Sprugel D G. Density, biomass, productivity, and nutrient cycling changes during stand development in wave-regenerated balsam fir. *Forest. Ecol. Monogr.*, 1984, 54(1):23~43.
- 8 Zeide B. Tolerance and self-tolerance of trees. *For. Ecol. Manage.*, 1985, 13:149~166.
- 9 Zeide B. Analysis of the 3/2 power law of self-thinning. *Forest Sci.*, 1987, 33(2):517~537.
- 10 Weller D E. A re-evaluation of the -3/2 power rule of plant self-thinning. *Ecol. Mongr.*, 1987, 57(1):23~43.
- 11 Osawa A, Sugita S. The self-thinning rule; another interpretation of Weller's results. *Ecology*, 1989, 70(1):279~283.
- 12 Lonsdale W M. The self-thinning rule; dead and alive? *Ecology*, 1990, 71:1371~1388.
- 13 Zeide B. Self-thinning and stand density. *Forest Sci.*, 1991, 37(2):517~536.
- 14 White J. The allometric interpretation of the self-thinning rule. *J. Theor. Biol.*, 1981, 89:475~500.
- 15 Lonsdale W M, Watkinson A R. Plant geometry and self-thinning. *J. Ecol.*, 1983, 71:285~297.
- 16 Westoby M, Howell J. Self-thinning: the effect of shading on glasshouse populations of sugar beet (*Beta vulgaris*). *J. Ecol.*, 1984, 69:359~365.
- 17 Puettmann K J, Hann D W, Hibbs D E. Evaluation of the size-density relations for pure red alder and douglas-fir stands. *For. Sci.*, 1993, 39(1):7~27.
- 18 Mohler C L, Marks P L, Sprugel D G. Stand structure and allometry of tree during self-thinning of pure stand. *J. Ecol.*, 1978, 66:598~614.
- 19 Weller S H. Self-thinning exponent correlated with allometric measure of plant geometry. *Ecology*, 1987, 68:813~821.
- 20 Mcfadden G, Oliver C D. Three-dimensional forest growth model relating tree size, tree number, and stand age; relation to previous growth models and to self-thinning. *For. Sci.*, 1988, 34:662~676.

## A Review on Stand Density — about the 3/2 Power Law

*Li Fengri*

**Abstract** The results on the 3/2 power law of self-thinning in plant populations, which have been studied in past 30 years, are reviewed. Through re-evaluating the 3/2 power law and its application to upper boundary of stand self-thinning, it is concluded that the 3/2 power law is not suitable for describing size-density relationship, because there were changes of crown form and gap dynamic in course of stand development. It is suggested that the theory of stand density should be rebuilt by using dynamics of relations between tree size and number of trees within the stand.

**Key words** the 3/2 power law, self-thinning, stand density

---

Li Fengri, Associate Professor (The Faculty of Forest Resources and Environment, Northeast Forestry University Harbin 150040).

---

### 《中国主要外来树种引种栽培》一书出版

中国林科院林业研究所、林业部林木种苗管理总站潘志刚、游应天等编著的《中国主要外来树种引种栽培》一书已由北京科学技术出版社正式出版。本书是由国内多年从事林木引种的科研、教学、生产、管理部门的专家参加编写。吴中伦院士为本书写了序言。

全书分总论和各论两部分。总论叙述中国林木引种历史、主要成就、组织机构,引种理论、原则、技术;外来树种的遗传改良、驯化、良种繁育;基因资源保存与利用;外来树种引种试验与成功标准;林木引种管理工作的经验;和新技术的应用。各论对 47 种 200 个外来树种,其中以用材树种为主,同时包括重要观赏花木、经济林木和果树(特别是热带重要果木),分别论述其形态特征、原产地概况、引种历史。生长与适应性、栽培技术,病虫害防治和利用等。本书是我国林木引种全面系统的总结,也是科研、教学、生产、管理部门从事林木引种工作的工具参考书。全书有树种分布图等 100 幅。本书引用了国内最新引种科研成果,并参考国外有关文献。

本书为 16 开本,精装,胶版纸,正文 758 页,每本按七折优惠(原书 150 元),100 元(含邮资)。欲购者请写明您的详细地址,邮政编码,款到即寄书。(1995 初)。

**联系地址及联系人:**北京 100091 颐和园后中国林科院林研所宋云民。