

FOREST  
CULTIVATION  
THEORY AND  
TECHNOLOGY PROGRESS

森林培育  
理论与技术进展

张建国 主编



科学出版社

# 森林培育理论与技术进展

张建国 主编

北京市重点学科“森林培育学”专项资金资助

科学出版社

北京

## 内 容 简 介

本书针对国内外林木培育研究热点、难点,重点从林分密度控制理论与技术、森林生长模拟技术、林分空间结构优化方法、植物对气候变化生理响应、森林生态系统碳储量、森林土壤研究、弗兰克氏菌等生物固氮菌,以及蛋白质组学与DNA组学在林木培育学科中的应用等方面展开了全面、深入的论述,评述了各研究点的国内外主要进展,明确了今后值得重点研究的方向。

本书适用于森林培育学科大专院校学生、教学人员阅读,同时适合从事林木培育及相关方向研究的科研院所技术人员参考。

### 图书在版编目(CIP)数据

森林培育理论与技术进展/张建国主编. —北京:科学出版社,2013.3  
ISBN 978-7-03-036779-2

I. ①森… II. ①张… III. ①森林抚育-研究 IV. ①S753

中国版本图书馆CIP数据核字(2013)第036517号

责任编辑:王静 王好 / 责任校对:钟洋  
责任印制:钱玉芬 / 封面设计:耕者设计工作室

科学出版社出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

北京通州皇家印刷厂印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

\*

2013年3月第一版 开本:787×1092 1/16

2013年3月第一次印刷 印张:18

字数:408 000

定价:80.00元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

# 《森林培育理论与技术进展》 编撰委员会

主 编 张建国

副主编 段爱国 何彩云

编 委 (按姓氏拼音排序)

车少辉 崔 凯 邓伦秀 段爱国 付立华

何彩云 惠刚盈 李 燕 蔺晓辉 刘娟娟

骆昱春 邱德有 饶国栋 孙洪刚 相聪伟

徐瑞瑞 王兆山 殷继艳 曾艳飞 张建国

张雄清 郑书星

## 前 言

森林培育是依据森林生长发育规律的结构功能,科学培育森林的一套完整的理论体系和技术体系,是林学的支柱性学科。森林培育的理论与技术是发展森林资源、保护生态环境和保障木材安全的基础,是林业可持续发展的骨干学科。

从目前学科发展的趋势来看,在森林培育的许多重大问题上,单一学科往往无能为力,需要多学科联合才能解决一些重大的科学问题。因此,林学研究需要站在一个全新的高度上重新审视森林培育学科的发展。现代森林培育学应该是一个开放性的概念,它与森林整体的经营活动密不可分,应该是一个整体的森林经营培育学科,除却纵深挖掘性拓展学科自身领域是学科发展的根本,以森林培育学科为主线,横向联合与学科相关专业领域知识,发展交叉学科已成学科发展所需。它不仅研究种苗与造林,还应该将林木遗传育种、森林生态、森林经理、森林保健、森林环境、木材加工利用、分子生物等多学科融合起来,实行优势互补,系统而科学地研究森林的生长发育规律和结构功能,以及森林的经营管理、保护与利用,最终达到可持续发展的目的。这种交叉与融合将是森林培育学科未来发展的趋势。

中国林业科学研究院是国家林业局直属的综合性、多学科、社会公益型国家级科研机构,主要解决我国林业发展和生态建设中带有全局性、综合性、关键性和基础性的重大科技问题。森林培育学是中国林业科学研究院优势学科。在森林培育学科建设方面,拥有国家林业局森林培育重点实验室和国家林业局森林培育学重点学科。先后在北方次生林经营、用材林立地分类、林分生长模拟、杉木人工林培育、地力衰退机理、化学除草、稀土应用技术、苗木培育、森林经理等研究领域取得了一系列重大进展。目前森林培育学科研究重点主要集中于人工林定向培育、天然林林分结构、木本油料植物培育、森林可持续经营技术、树木抗逆机理及分子生态等领域。

本书是在北京市重点学科“森林培育学”专项资金资助下完成的。针对国内外森林培育研究热点、难点问题,着眼于理论联系实际,本书主要从人工林密度控制理论与技术、林分生长模拟技术、林分可持续经营、森林生态系统碳储量、全球气候变化条件下林木生理响应、生物固氮菌、分子生物学在林木培育学科中的应用等方面展开了全面、深入地论述,综合评述了各研究点的国内外主要进展,明确了今后值得重点关注、研究的方向。

本书由中国林业科学研究院森林培育学科科研与教学人员,以及学科培养的硕士生、博士生、博士后共同撰写完成,相关评述内容均已有 10 年以上研究基础,略偏重于基础应

用研究。按照编写设计,各部分内容均由标注出的相应撰写人独立完成。需指出的是由于本书涉及内容较多,成文相对仓促,加之编写者水平所限,可能存在不足之处,敬请专家和读者批评指正,以待今后进一步完善。

张建国

2012年8月30日

# 目 录

## 前言

第一章 林分密度控制理论与技术进展	1
第一节 林分密度效应研究进展	1
1 林分密度评价指标	1
2 林分密度理论体现	3
3 林分密度控制技术	4
4 林分密度效应	7
第二节 最大密度法则研究进展	9
1 理论推导	10
2 关于最大密度线的争议	14
3 自然稀疏机理	17
4 研究方法分析	18
5 讨论	20
主要参考文献	21
第二章 森林生长模拟进展	27
第一节 林分生长模型研究进展	27
1 生长模型分类	27
2 全林分模型	28
3 径阶模型	33
4 跳跃矩阵	36
5 单木模型	36
6 林分动态变化模型进展	39
7 林分生长模型研究展望	50
第二节 林分断面积生长模拟技术进展	50
1 林分断面积生长规律的探讨	51
2 林分断面积生长模拟技术	52
第三节 林分优势高生长模拟技术进展	55
1 模型分类	55
2 动态方程的推导	57
3 混合效应模型法在优势高模型中的应用	61
4 生长截距法在优势高模型中的应用	63
5 讨论	65
第四节 林分树高曲线模型研究进展	66

1	树高曲线模型分类与规律研究	66
2	树高曲线模型	67
3	树高曲线模型研建方法	69
4	模型的评价与检验	70
5	树高曲线模型研建中存在的问题	71
第五节	林分直径结构模拟与预测技术进展	72
1	林分直径结构模拟技术	73
2	模型参数求解及预测方法	79
3	存在的问题及建议	82
第六节	林木干形模拟技术进展	82
1	干形模型分类	83
2	干曲线模型研制现状	83
3	干曲线模型与林分经营	85
第七节	林分边缘效应及模拟技术进展	87
1	边缘效应理论及其作用	87
2	林分边缘效应模拟	90
第八节	人工神经网络与林分生长模拟	90
1	国外 ANN 在林分生长模型中的应用	91
2	国内 ANN 在林分生长模型中的应用	91
3	神经网络在林分生长模型中应用的问题	93
4	展望	93
	主要参考文献	94
第三章	基于林分空间结构优化的森林经营方法	107
1	森林可持续经营方法概况	107
2	结构化森林经营	108
3	结构化森林经营的评价	115
	主要参考文献	120
第四章	植物对气候变化生理响应研究进展	121
第一节	植物对大气 CO <sub>2</sub> 浓度升高的水分生理生态响应	121
1	研究方法和实验设计	122
2	国内外研究进展	123
3	结论与讨论	128
第二节	树木响应干旱与高温胁迫的生理生化机制研究进展	129
1	树木响应干旱与高温的生理机制研究	130
2	树木响应干旱与高温胁迫的逆境蛋白研究	135
3	树木响应干旱与高温的蛋白质组学研究	138
4	问题及展望	140
	主要参考文献	140



<b>第五章 森林生态系统碳储量研究进展</b> .....	149
1 碳储量研究方法 .....	149
2 全球森林生态系统碳储量及其固碳能力研究 .....	152
3 中国森林碳储量研究 .....	154
4 存在的问题与展望 .....	158
主要参考文献 .....	159
<b>第六章 森林土壤研究进展</b> .....	164
1 我国森林土壤学学科发展现状 .....	164
2 国内外森林土壤学学科发展比较 .....	167
3 我国森林学科发展战略与重点方向 .....	171
4 森林土壤学科展望 .....	174
主要参考文献 .....	174
<b>第七章 弗兰克氏菌与非弗兰克氏菌研究进展</b> .....	178
<b>第一节 弗兰克氏菌研究进展</b> .....	178
1 形态培养 .....	179
2 寄主特异性类群 .....	179
3 生理类型划分 .....	180
4 细胞化学成分 .....	181
5 血清学类型 .....	182
6 蛋白电泳和同工酶类型 .....	182
7 DNA-DNA 同源性分析 .....	182
8 系统发育分析 .....	183
9 讨论 .....	185
<b>第二节 非弗兰克氏菌研究进展</b> .....	185
1 non-Frankia 放线菌寄居位置与形态特征 .....	186
2 non-Frankia 放线菌与寄主植物的关系 .....	187
3 non-Frankia 放线菌的固氮能力 .....	188
4 non-Frankia 放线菌的系统分类地位 .....	188
5 讨论和展望 .....	189
主要参考文献 .....	190
<b>第八章 分子生物学应用研究进展</b> .....	196
<b>第一节 植物热激蛋白研究进展</b> .....	196
1 植物热激蛋白的产生与类型 .....	196
2 热激蛋白存在与定位 .....	197
3 热激蛋白的特点 .....	197
4 热激蛋白的功能 .....	198
5 植物热激蛋白基因表达的调控 .....	200
6 展望 .....	201

第二节 林木蛋白质组学研究的若干进展·····	202
1 蛋白质组学技术体系的进展·····	203
2 当前蛋白质组学研究中存在的问题·····	204
3 蛋白质组学在林业上的应用·····	204
4 结语与展望·····	207
第三节 克隆植物研究进展·····	208
1 克隆植物的繁殖策略·····	208
2 克隆植物斑块的形成及其克隆多样性·····	209
3 建议与展望·····	212
第四节 叶绿体 DNA 与植物系统学研究进展·····	212
1 叶绿体基因组·····	212
2 叶绿体基因组与植物系统学·····	214
3 展望·····	216
第五节 杨属分子遗传多样性研究进展·····	216
1 核 DNA 研究·····	217
2 叶绿体 DNA 研究·····	219
3 线粒体 DNA 研究·····	220
4 展望·····	221
第六节 近交衰退研究进展·····	221
1 近交衰退的原因·····	221
2 近交衰退的表现与检测·····	222
3 未解决的重要问题·····	223
第七节 栎树杂交研究进展·····	223
1 方法与结果·····	224
2 欧洲白栎杂交的争论·····	231
3 杂交作为一种扩散机制·····	234
4 中国栎树杂交研究·····	235
第八节 木质素合成关键酶研究进展·····	236
1 木质素的合成·····	237
2 木质素合成关键酶 4CL 基因研究进展·····	238
3 木质素总量测定方法·····	243
第九节 植物次生代谢及其工程·····	245
1 植物次生代谢及植物次生代谢产物的含义·····	245
2 植物次生代谢产物的主要种类·····	246
3 植物次生代谢产物的主要合成途径·····	246
4 植物次生代谢产物的生物学和经济学意义·····	247
5 植物次生代谢工程的国内外研究现状·····	249
6 植物次生代谢工程的实例·····	252
主要参考文献·····	258

# 第一章 林分密度控制理论与技术进展

密度控制是除遗传控制、立地控制外森林培育可人为干扰调控主要技术措施,包括初植密度与间伐作业产生不同保留密度等两种控制方式。通过密度控制,选择适宜的初植密度、间伐林龄、间伐强度及间伐次数,可有效掌控林分空间竞争格局,调整林木竞争态势,调控林分生长过程、材积、生物量与其他目标性状产量,并显著作用林木干形、材质与材性等质量性状指标。合理的密度调控,对林分的优质、稳定与高效影响深远。

## 第一节 林分密度效应研究进展\*

林分密度控制的理论基础是森林自然稀疏机制,有效地揭示森林自然稀疏机制,是实现森林密度控制和森林系统管理的基础,长期以来,森林自然稀疏规律及自然稀疏与林分密度的关系一直是种群生态学与林学研究的热点与难点。

自然稀疏属于种群的一种邻接效应。植物种群的密度较低时,个体之间不会形成争夺有限资源的相互作用,当个体数量增多,因资源的限制而相互影响时,就会产生邻接效应(姜汉侨等,2005)。

自然稀疏是由于个体为竞争光而产生的假说(Weiner and Thomas,1986),这个假说的理论基础是林分中的“非对称竞争”,即相邻个体间相互影响的效果与他们的尺寸不成比例。当光成为植物生长的限制性资源时,非对称竞争最可能发生。高的个体对矮的个体单方面遮光。由于被遮光,低于光补偿点的矮的个体死亡,即自然稀疏。

在植物生长过程中,随着植物的生长,越来越多的空间被占据,植物因资源所限而发生分化,特别在密度较大的林分中这种分化更加明显。植物个体间为资源而竞争,导致有的植物个体可获得更多的资源而长得更快,有的植物个体却因缺少资源长得更慢甚至死亡,最终导致植物种群的密度降低,即自然稀疏。植物的自然稀疏现象普遍存在于自然和人工植物种群中,与农业、林业及牧草生产有着密切联系,是植物种群生态的一大特征(方精云和万方浩,1991)。

### 1 林分密度评价指标

#### 1.1 林分密度指数

1933年,美国学者 Reineke 通过对生长在美国西北部完满立木度的未经间伐同龄林的调查数据分析,首先提出了林分密度指数(stand density index,SDI)公式: $N = k\bar{d}^a$ ,即:

$$\ln N = k + a \ln \bar{d} \quad (1-1)$$

\* 本节由邓伦秀,张建国撰写。

式中,  $N$  为单位面积林木株数;  $\bar{d}$  为林分平均直径;  $k$  为最大密度线的截距;  $a$  为最大密度线的斜率。

Reineke 进一步研究发现, 完满立木度的不同树种的株数和平均直径之间的方程都有相同的斜率, 即最大密度线具有相同的斜率 ( $a = -1.605$ )。他认为同一树种、同一经营历史的林分, 只要都具有完满立木度, 则在相同平均直径时应具有基本一样的林木株数。由于 Reineke 的 SDI 同时考虑了描述同龄纯林密度的两个重要指标, 即林分平均直径和单位面积林木株数, 受林龄和立地质量的影响很小, 参数  $k$  则随树种变化而变化, 所以得到广泛应用 (Curtis, 1970; Zeide, 2005)。近几年来, Reineke 的 SDI 的精华与扩展获得了最高的关注。SDI 是一种面向应用的度量法, 从业者不断探索它的优点, 虽然最初是作为单个种组成的同龄林分相对密度的测量值, 但是早已经普遍推广应用到单个种组成的异龄林分 and 多个种组成的混交林分 (Shaw, 2005)。通过对异龄林西黄松 (*Pinus ponderosa*) 林分密度指数的研究, 异龄林 SDI 叠加法是偏倚的, 这是由于相对林分密度影响到径级的分布 (Woodall et al., 2003)。任何个别种可能达到的最大 SDI 在不同程度上受到主体林分物种组成的影响 (Woodall et al., 2003)。在德国, Pretzsch 和 Biber (2005) 用欧洲山毛榉 (*Fagus sylvatica*)、挪威云杉 (*Picea abies*)、欧洲赤松 (*Pinus sylvestris*)、无梗花栎 (*Quercus petraea*) 的 28 个完满立木度林分, 对 Reineke 法则与林分密度指数进行了再评价。

自然稀疏规律最突出的成果就是反映同龄纯林存活密度和平均个体质量之间关系的  $-3/2$  自疏法则。该法则由日本生态学家在研究草本植物种内竞争和枯死木时导出, 反映同龄纯林存活密度与平均个体质量之间的关系 (Yoda et al., 1963)。Yoda 提出的  $-3/2$  自疏规律被证明与 Reineke 所提出的最大密度线是同一规律的两种表达方式 (Drew and Flewelling, 1977)。

### 1.2 竞争密度效应

竞争密度效应 (C-D 效应) 反映了不同年龄种群在不同地点的林分平均个体大小和密度之间的关系。Shinozaki 和 Kira (1955) 从生物学假设出发, 基于逻辑斯谛增长模型等假设首次提出了竞争密度效应的经验方程, 即 C-D 效应倒数式:

$$W^{-1} = A\rho + B \tag{1-2}$$

式中,  $W$  为林分平均个体重;  $\rho$  为林分密度;  $A$ 、 $B$  为待定参数。

式 (1-2) 暗示, 当  $\rho$  无限增大时, 单位面积的产量趋于定值  $1/B$ , 即所谓的恒定最终产量定律。由此还派生出林分平均胸径 ( $D$ )、平均胸高断面积 ( $S$ )、平均单株材积 ( $V$ )、林分蓄积量 ( $M$ ) 与林分密度 ( $\rho$ ) 的竞争密度效应倒数式:

$$D^{-1} = a\rho + b \tag{1-3}$$

$$S^{-1} = a\rho + b \tag{1-4}$$

$$V^{-1} = a\rho + b \tag{1-5}$$

$$M^{-1} = a\rho + b \tag{1-6}$$

从 Shinozaki 和 Kira (1955) 首次提出 C-D 效应倒数式后, 众多生态学家对植物群落的 C-D 效应进行了广泛的研究, 但式 (1-2) 局限于非自然稀疏的林分 (Li, 2002), 修正后的

C-D 效应倒数方程,被广泛应用于自然稀疏的林分,取得了很好效果(Hagihara, 1996, 1999)。用 C-D 效果的倒数式,成功地描述了赤桉(*Eucalyptus camaldulensis*)、赤松(*Pinus densiflora*) (Xue and Hagihara, 1998)、杉木(*Cunninghamia lanceolata*) (Xue and Hagihara, 1999)、马尾松(*Pinus massoniana*) (Xue and Hagihara, 2001)、I-72 杨林(薛立和栢原秋男, 2003)的生长过程。吴承祯等用新竞争密度效应模型:

$$W^{-1} = A_1 \rho^c + B \quad (1-7)$$

以退化红壤区封山育林植被恢复过程中优势种群马尾松为研究对象,研究不同恢复阶段马尾松种群竞争密度效应(吴承祯等, 2005);王艳霞等(2007)采用改进单纯形法优化竞争密度效应倒数式系数:

$$V^{-\beta} = AN^{\beta} + B \quad (1-8)$$

并对杉木的生长过程进行了分析。

### 1.3 树冠竞争因子

树冠竞争因子(CCF)是根据某一直径的林木树冠的水平投影面积与相同直径时疏开木的最大树冠面积成比例的假设提出来(Krajicek et al., 1961),用自由树的冠幅( $cw$ )与胸径( $D$ )建立的线性回归方程: $CW = a + bD$ 。利用树冠竞争因子的理念,开展了短轮伐期木材的无性系与间距选择研究(Hall, 1994);通过对火炬松(*Pinus taeda*)林分的胸径与树冠竞争因子进行比较研究,树冠竞争因子值达到 100 后,一年中林分平均胸径的生长始终不同于开放树木胸径的生长(Strub et al., 1975)。利用树冠竞争因子(CCF)能稳定反映林分竞争水平的特性,建立了 CCF 与林分密度指数和单位面积林木株数之间的函数关系式,并对长白落叶松和杉木得出:① $CCF < 200$ ,林分为等株数生长;② $200 \leq CCF \leq 300$ 时,为等株数生长向自然稀疏生长的过渡期,该期间林分密度指数的变化可用等株数生长和自然稀疏生长的线性组合来表达;③ $CCF > 300$ 时,林分为完全的自然稀疏生长(唐守正和杜纪山, 1999)。根据有效冠幅及有效冠面积研究了华北落叶松 CCF 的特性,得到华北落叶松 CCF 的实际下限值为 150,上限值为 390(王迪生和宋新民, 1995)。

CCF 是一个以直径结构、直径和冠幅相互关系为基础的相对密度指标,这个指标能较直观地反映林木树冠对空间竞争的激烈程度。不仅适用于同龄纯林,而且适用于异龄混交林,特别由于 CCF 反映了树种间竞争能力,故在天然林中应用比较成功。同时,树冠竞争因子是以林分内林木潜在占有空间为基础的相对密度指标,所以能够较好地反映林分占有空间的能力。但是,由于树冠竞争因子与林分年龄及立地质量有关,所以不宜用于比较不同林分的密度(孟宪宇, 2002)。

## 2 林分密度理论体现

林分密度控制图是一种林分水平的产量模型,描述了林分发育不同阶段产量、密度和死亡之间的相互关系,日本的 Ando(1968)首先提出了林分密度控制图,其理论基础来自于产量-密度效应(Kira et al., 1953)、C-D 竞争密度效应(Newton, 1997)和自疏法则(Yoda et al., 1963)。林分密度管理图是反映同龄林动态的图式模型,表达了树木大小、林分密度、立地生产力、自然稀疏之间的基本关系(Jack and Long, 1996)。描述由竞争引

起的死亡动态以使用户预测林分发育。目前和将来的林分结构都可以在密度管理图上进行标绘。为了达到不同的经营目的而选择经营策略时,可以立刻通过密度管理图进行设计和有效地比较(Shaw and Long, 2007)。1977年,林分密度管理图被引入英国(Dean and Jokela, 1992),截至目前为止,密度管理图用于美洲、亚洲、非洲的许多种,在欧洲仅有很少的种。林分密度控制图是由等树高线、等直径线、最大密度线、等疏密度线和自然稀疏线构成的一种图式模型,5组曲线之间既有独立性又互相联系,均受株数密度制约,表达的是林分生长与密度之间的数量关系。世界各国先后编制了湿地松(*Pinus elliottii*) (Dean and Jokela, 1992)、香脂冷杉(*Abies balsamea*) (Penner et al., 2006)、夏栎(*Quercus robur*) (Barrio and Gonzalez, 2005)、西黄松(*Pinus ponderosa*) (Long and Shaw, 2005)、欧洲赤松(*Pinus sylvestris*) (Vacchiano et al., 2008)、斑克松(*Pinus banksiana*) (Penner et al., 2006)、地中海白松(*Pinus halepensis*)和海岸松(*Pinus pinaster*) (Valbuena et al., 2008)等主要用材树种的林分密度控制图,主要用于定量间伐、产量预估、资源清查和造林设计等经营管理。尹泰龙(1978)将林分密度控制图引入国内,在学习和借鉴国外林分密度控制图编制技术的基础上,其理论研究和编表实践的应用已渐趋深入和完善,对杉木(*Cunninghamia lanceolata*) (刘景芳和童书振, 1980)、思茅松(*Pinus kesiya* var. *langbianensis*) (宋永俊和郭志坤, 2002)、日本柳杉(*Cryptomeria fortunei*) (林小梅, 2002)、福建柏(*Fokienia hodginsii*) (张慧光, 2006a)等主要用材树种编制了林分密度控制图,并在林业生产上推广应用,发挥了重要作用。

### 3 林分密度控制技术

林业经营的主要目的是在一个可持续的基础上提高林木的生长量或改进林木的质量。人工林要达到这个目的,造林密度设计和林分密度调控是一个主要手段(Zeide, 2004)。人工林生产力的提高有赖于合理的林分结构,林分密度是合理林分结构的数量基础。从某种意义上说,林业就是林分密度最优化科学。在森林培育的整个过程中,林分密度是林业工作者能够直接控制的主要因子,也是形成一定林分水平结构的基础,密度是否合适直接影响到人工林生产力的提高和功能的最大限度发挥(沈国舫, 2001)。林分密度控制技术主要包括造林密度的确定、间伐起止期及间隔期的确定、间伐强度及次数、保留密度和主伐年龄的确定、林分生长预测与材种出材量统计等内容。实施林分密度控制技术的主要目的是根据不同树种与不同的经营目的,针对间伐前后林分结构和各测树因子的动态变化,加速林木生长,提高林木质量,改善林分卫生状况,加大经济材种出材量,最大限度地实现林分的经济效益和生态效益。

#### 3.1 造林密度管理技术研究

造林密度是形成人工林群落结构的数量基础。人工林郁闭后林分主要是在自然状态下生长,其间人为的干扰活动极少,因而林分密度成为制约人工林群体生长发育过程的关键因素,对森林生态系统的稳定性和生产力构成重要影响。造林密度的选择是人工林培育的重要技术环节,对林分在不同时期的林木种群数量有决定性作用,从而显著地影响林分结构与生产力,直接影响定向培育的材种目标能否实现及经营者的经济效益。造林密

度的设计与林种、树种、立地条件、栽培技术及经济等因素密切相关,在既定的培育目标内要充分考虑各种因素(Hyytiainen et al., 2005)。确定最优造林密度是很有挑战性的工作,因为成功建立一个林分的概率分布是很宽广的。与较大林龄的林分相比,幼龄林分的生长对立地质量、自然灾害及杂草与其他种的竞争表现得更加敏感。然而,没有经验模型能可靠地预测早期林分的生长发育(Hyytiainen et al., 2005)。国外对火炬松、欧洲赤松、挪威云杉等针叶树的初植密度与经济效益开展了广泛的研究,大多数早期的研究者认为应该加大针叶树种林分的初植密度,其收益可以从以后的间伐中回收(Haight and Monserud, 1990; Solberg and Haight, 1991),而有的研究者正好相反,建议在贫瘠的立地条件下,针叶树种的初植密度直接为最后的皆伐密度(Gong, 1998; Zhou, 1998)。造林密度强烈影响早期生长,幼龄林生长阶段,即造林初期,树高和直径生长量随着造林密度的增大而增加,一些阔叶树和针叶树种的年均高生长与造林密度存在绝对相关,但是,随着时间的推移,林分生长量随着造林密度的增加而减弱(Knowe and Hibbs, 1996; Scott et al., 1998)。造林后二三年,欧洲赤松的生长量与造林密度表现出最大正相关,随着时间的推移,造林密度高的林分生长量不再有利,直到第八年,高密度与中密度的林分直径和树高与直径二次方的乘积相比低密度的林分显著降低(Woodruff et al., 2002)。欧洲赤松的初植密度在 2100~2500 株·hm<sup>-2</sup>时可以有效地利用生长空间,发挥最大的经济效益(Hyytiainen et al., 2005)。

我国分别对林种、树种及材种利用等的造林密度进行了深入研究(童书振等, 2002)。对于马尾松速生丰产林,造林密度一般以 2490~3555 株·hm<sup>-2</sup>为宜。如培育小径材(12~16 cm),伐期 20 年,立地指数 14~16 m 条件下,造林密度可为 3300~3600 株·hm<sup>-2</sup>,最终保留密度 2145~2340 株·hm<sup>-2</sup>;如培育中径材(18~24 cm),伐期 25 年,立地指数 16~18 m 条件下,造林密度则可为 2490~2775 株·hm<sup>-2</sup>,最终保留密度 1395~1560 株·hm<sup>-2</sup>;若培育大径材(26~32 cm),伐期 30 年,立地指数 18~20 m 条件下,造林密度可为 1725~1995 株·hm<sup>-2</sup>,最终保留密度 750~900 株·hm<sup>-2</sup>。在综合分析造林密度对林分生长、材种出材量、木材造纸特性及经济效益影响的情况下可初步确定,在黔中地区中等立地采用本地一般马尾松种源造林,培育建筑材时可采用 2000~2500 株·hm<sup>-2</sup>的初植密度,培育纸浆材可采用 3500~4444 株·hm<sup>-2</sup>的初植密度,培育纤维、刨花板原料材可采用 6000 株·hm<sup>-2</sup>(温佐吾和谢双喜, 2000)。木麻黄防护林,造林密度为 1667~2500 株·hm<sup>-2</sup>(林武星等, 2004)。湿地松中小径建筑材和纸浆材,造林密度为 1667~2000 株·hm<sup>-2</sup>,火炬松为 1111~1667 株·hm<sup>-2</sup>(姜景民等, 2000)。大青杨纸浆材,初植密度为 1111~1667 株·hm<sup>-2</sup>(任军等, 2005)。杉木小中径材在 14m 立地指数,初植密度为 3600~4500 株·hm<sup>-2</sup>, 16m 立地指数培育中径材,初植密度为 3000~3600 株·hm<sup>-2</sup>, 18m 指数以上的立地,培育中径材或大径材,采用 2505~3000 株·hm<sup>-2</sup>(陈代喜和莫泽莲, 2001)。西南桦培育中大径材初植密度为 1111~1667 株·hm<sup>-2</sup>(郑海水和黎明, 2003)。油松初植密度在 2500 株·hm<sup>-2</sup>的中密度林分的个体生长和材积状况是最好的(孙书存等, 2005)。造林密度对 3 年生四川桉木单株平均胸径、树高和材积都有极显著影响。四川桉木单株平均胸径、树高和材积生长量随造林密度的加大而减小。造林密度越大,枝下高就越高,自然整枝能力就越强。造林密度对 3 年生四川桉木单位面积蓄积量没

有显著影响(郑泽良等,2008)。

### 3.2 林分密度调控技术研究

追求蓄积量最大的最佳林分密度问题一直未得到解决(Zeide,2001a)。国外从经济学方面考虑,木材生产最关心的是怎样在最初造林密度、间伐时间、皆伐时间、间伐目标树的选择等方面进行投资。为维持一个健康林分和将来的经营目标,间伐是林分结构管理方案设计的关键组成部分。

#### 3.2.1 间伐目标

长期以来,在经济学、生态学等领域,同龄纯林林分管理问题一直备受关注。间伐对林分蓄积增长的影响,几个世纪以来都是林业科学的主旋律。为了保持林分生存期的稳定和获得产品,所有的田间管理措施对于调节林分的增量和生长有着重要的作用。特别是间伐在林分发育的整个过程中扮演着一个重要的作用。间伐不仅影响树高和胸径结构,而且影响单木与林分增长的稳定性。此外,间伐还有经济上的作用,木材产品不仅表现为立木材积的多少,而且也表现为间伐所获木材质量的好坏。皆伐前,通过合理间伐不仅可以带来一些中间收益,而且有利于提高剩余立木的蓄积生长量。所以,在林分经营过程中,间伐包括抚育性间伐和商业性间伐一起作为管理措施,只是抚育性间伐和商业性间伐两个重要措施的比率在改变。在开始阶段,为了林分一般结构的形成,抚育性间伐起着抚育措施的作用。在林分生长后期,间伐所得的木材产品更加重要,商业性间伐在经济上或商业上起着重要作用(Petras,2002)。间伐是调整林分密度,贯穿整个林分生长过程的重要措施。通过间伐,在树木内和树木间,使木材性质(如年轮宽度)达到均质性是可能的(Petola et al.,2002)。在林业经营方案中,间伐强度作为一个条款被引入斯洛伐克共和国1993年颁布的《森林法》中(Petras,2002)。间伐试验的一个主要结果是在一定的间伐级或立木度范围内,间伐对林分总的蓄积生长量没有显著影响,但是,超出这一范围的强度间伐,使蓄积生长量减少(Skovsgaard and Vanclay,2008)。控制林分密度的目的在于通过减小林分密度提高直径生长达到商品材积收益的最佳化(Plauborg,2004)和通过高径比率控制林分的稳定性(Wilson and Oliver,2000)。

#### 3.2.2 间伐时间

在间伐技术体系中,间伐时间特别是第一次间伐时间的确定是重要的技术要素。第一次间伐比后来的间伐更加重要,这是因为第一次间伐不及时会导致大量生长不良的树木,甚至引起个别树木死亡和生长缓慢。第一次间伐时间控制在林木的胸高断面积生长达到临界值前进行,这个时候正好是林木因自然稀疏而开始死亡的时间。第一次间伐那些质量不好的和一些小的商品材而保留生长旺盛的林木,随后,有系统的间伐所有的锯材原木和最小的商品林木,已经达到规定直径锯材原木的成熟林木立刻进行皆伐(Hyytiainen et al.,2005)。

#### 3.2.3 间伐强度

在早期研究中,已发现间伐后,接近树干基部的直径增长明显加速,强度间伐比弱度间伐或不间伐的林分直径增长更多。但是,这种间伐作用随着时间的推移而减弱(Tasisa and Burkhart,1997)。加利福尼亚东北部红果冷杉(*Abies magnifica*)林间伐和施肥对



生长的长期效应研究表明,下层间伐后初期,间伐林分的平均胸径与树高比未间伐林分显著提高;重度间伐比轻度间伐林分平均胸径和树高显著提高。重度间伐林分平均胸径和树高的定期连年生长量最大,接着是轻度间伐与未间伐林分(Zhang et al., 2005a)。随着研究间伐间隔期的不同,林分变量会发生显著不同的变化(Zhang and Oliver, 2006)。北美短叶松间伐林分,随着间伐强度的增加,树干胸径、商品材树干高度和材积、树干削度、树枝直径均显著增加(Zhang et al., 2006)。对于马尾松、杉木、云南松、落叶松、福建柏、红松、巨尾桉等商品用材林来说,胸径、树高、单株材积、林分总断面积、蓄积量等始终是评价间伐强度合理性的主要指标。间伐对胸径、树高、单株材积生长、材积生长量、总生长量、林分总断面积影响的研究有着较为一致的结论,即间伐不能有效增加材积生长量、总产量、树高生长、林分总断面积;但是,间伐可有效促进胸径生长、林分个体生长。随着间伐强度的不断增加,林分平均胸径、商品材树干高度和材积、树干削度、大径材材积及其比例也不断增加(欧建德, 2001; 雷相东等, 2005; 张水松等, 2006)。

#### 3.2.4 间伐方式

Hyytiainen 等(2005)在研究同龄欧洲赤松的林分结构中指出,最佳间伐方式是选择性间伐,间伐那些质量不好、最小、与常规相反的,以及那些达到锯材尺寸的最大树木,也就是严格地间伐那些在均质范围两端的树木。同类林分结构在主要树木达到锯材原木规格或材积生长达到最大值后可以进行经济有效的砍伐。

### 4 林分密度效应

密度对林分生长的制约作用称为密度效应,密度效应是同龄纯林生长过程的一大特征,人们通过大量的试验观察,对密度效应规律有了较多的认识。密度效应不但表现为单位面积产量的增减和林木的被分化,而且显现在胸径和断面积的变化上。林分密度对林木生长的制约作用,从幼林接近郁闭时开始出现,一直延续到成熟收获期,尤以在干材林阶段及中龄林阶段最为突出(沈国舫, 2001)。我国生态学家和林学家们,通过长期、大量的试验研究,建立了杉木(陈辉等, 1992)、马尾松(刘金福和洪伟, 1998)、长白落叶松(张怡春和兰湛, 2000)、柳杉(江希铤等, 2005)、巨尾桉(张惠光, 2006b)等主要造林树种的密度效应模型,通过密度效应模型,揭示了立木密度对林木生长的一系列制约作用,为森林经营活动提供科学依据,从而指导人工用材林经营过程中的密度管理和密度控制。

#### 4.1 树高的密度效应

林分密度对树高生长的影响比较复杂,不同的情况下得出不同的结论。树高生长与林分密度正相关,间伐以后,林分密度对树高生长影响较大,相同立地条件下加拿大斑克松林分各间伐水平树高生长显著大于不间伐的林分(Tong et al., 2005),杉木林分各密度的优势高和平均高随林分密度的增加而递减(童书振等, 2002),桉树人工林的平均树高生长量随栽培密度的增大而递减(李昌荣等, 2007);个别研究表明,在幼龄林期的几种阔叶树与针叶树,树高生长与林分密度正相关,即随着林分密度增大,树高亦增大(Knowe and Hibbs, 1996)。但更多的研究表明,林分密度对树高生长影响较弱,在相当宽的一个中等密度范围内无显著影响,密度对日本落叶松林分平均高、油松林分平均高、马尾松林分优势高与平均高生长影响不大(沈作奎和徐伟声, 2002; 湛红辉和丁贵杰, 2004)。密度对林