

# 胸径和林分密度决定内蒙古东部落叶松林种内竞争

刘怡青 田育红\* 宋含章 黄薇霖

(地表过程与资源生态国家重点实验室, 北京师范大学资源学院, 北京 100875)

**摘要** 种群竞争是森林衰退和恢复保护的主要影响因素之一。通过对内蒙古东部半干旱区落叶松人工林 293 株对象木进行调查, 用 Hegyi 单木竞争指数模型分析个体水平和样地水平上的种内竞争强度, 并探讨其影响因素。结果表明: 研究区落叶松人工林的竞争强度随着对象木胸径的增大而变小, 并且两者关系服从幂函数; Pearson 相关分析显示, 个体水平上的竞争指数与树高、冠幅呈显著的负相关关系, 与树木衰退程度呈显著的正相关关系; 多元线性回归模型分析显示, 林分密度是影响样地水平上种内竞争最重要的因素。本研究为研究区频繁出现的森林衰退现象及其驱动机制研究提供了重要依据。

**关键词** 内蒙古东段; 落叶松; 种内竞争; 个体水平; 样地水平

**DBH and stand density regulate intraspecific competition of *Larix gmelinii* in eastern Inner Mongolia.** LIU Yi-qing, TIAN Yu-hong\*, SONG Han-zhang, HUANG Wei-lin (State Key Laboratory of Earth Surface Processes and Resource Ecology, School of Natural Resources, Beijing Normal University, Beijing 100875, China).

**Abstract:** Competition is one of the main drivers for forest decline and restoration. In this study, we investigated 293 target trees in a *Larix gmelinii* plantation in a semi-arid area of eastern Inner Mongolia. We used Hegyi individual competition index model to quantify the competition intensity at both individual and plot levels and analyzed the determinant factors. Results showed that the competition intensity of *L. gmelinii* decreased with the increases of diameter at breast height (DBH). Their relationship followed the power function. Results from Pearson's correlation analysis indicated that individual competition index was negatively correlated with tree height and crown width, and positively correlated with tree decline index. A multiple linear regression model analysis demonstrated that the competition intensity at the plot level was mainly influenced by stand density. Our results had implications for uncovering the mechanism for the forest decline in eastern Inner Mongolia.

**Key words:** eastern Inner Mongolia; *Larix gmelinii*; intraspecific competition; individual level; plot level.

树木个体之间普遍存在的竞争关系影响着树木的发育、生长和生存 (Weigelt *et al.*, 2003; Canham *et al.*, 2006; Anning *et al.*, 2013), 决定树种的分布并推动着群落的演替 (孙嘉男等, 2010; Bisbing *et al.*, 2014), 是森林动态变化的内在驱动因子。研究种群竞争关系有利于推测森林林分结构的变化动态趋势, 为森林衰退的恢复和生态管理提供基础 (张忠华等, 2016)。森林种群竞争受到多方面生物和非

生物因素的影响, 这些因素包括个体间的竞争能力、树木大小、空间结构等。对植株个体而言, 自身与邻木的大小差异, 体现生长发育阶段的胸径大小和树高, 表征光资源截取能力的树冠等因素都影响着个体的竞争能力 (刘微, 2010; Aakala *et al.*, 2013)。多数研究结果显示, 胸径与种群竞争指数呈现显著性负相关, 并且服从幂函数关系 (李际平等, 2015; 项小燕等, 2015)。在林分竞争层面, 林分密度影响植物生长的空间以及冠层的发展, 从而影响对资源的吸收 (Canham *et al.*, 2004; Coates *et al.*, 2009)。样地的资源水平对植物竞争的影响也非常重要 (Wich-

mann, 2001), 特别在干旱和半干旱地区, 水分的可利用性是限制植物生长的重要因素。立地条件比如海拔、坡向、坡位和坡度等因子也会对种群竞争造成差异(薛立等, 2012)。因此, 降雨量等气候因子、坡度、海拔等立地因子以及林分密度等林分结构指标均对林分种群竞争产生重要作用。

确定竞争范围是进行种群竞争分析的基础。传统用于确定竞争范围的方法例如固定样圆法、逐步扩大范围法等, 半径尺度难以统一, 划分的范围也可能忽略部分竞争木(徐道炜等, 2014)。Voronoi 图法利用林分中各林木占有的生长空间来确定竞争单元, 保证了对象木和竞争木的相关性, 相对更为可靠(汤孟平等, 2007)。基于此, 李际平等(2015)利用胸径与竞争指数的关系对 Voronoi 图进行加权, 弥补了 Voronoi 图将所有树木同等看待的缺点, 更能真实地反映林木竞争状况(李际平等, 2015)。Hegyi 提出的单木竞争指数模型在种群竞争研究中应用较为广泛(Hegyi, 1974)。此模型包含了胸径、距离及竞争木数量等指标, 能有效反映植物个体对环境资源的利用程度。

本文以种群竞争激烈、近年来频繁出现森林衰退现象(Kharuk *et al.*, 2013; Liu, 2013)的内蒙古东部半干旱区为研究对象, 利用 Hegyi 单木竞争指数分别从个体水平和样地水平上分析落叶松人工林的竞争状况及其影响因素, 为研究区频繁出现的森林衰退现象及其驱动机制研究提供依据, 为生态敏感区森林保护和恢复提供参考。

## 1 研究区概况与研究方法

### 1.1 研究区概况

研究区位于中国干旱半干旱区东段, 在西伯利亚南部, 地理坐标为 119°07'663"E—121°25'698"E, 44°39'362"N—50°44'159"N, 属于大陆性季风气候,

冬季寒冷夏季温暖。该区是亚洲内陆最大的生态过渡带, 在气候上属于干湿过渡带, 在植被分布上属于林草过渡带, 是森林分布的干旱极限(Bannikova, 2003), 种群竞争激烈, 植被对气候变化非常敏感(Liu *et al.*, 2002; Liu *et al.*, 2005)。在过去 40 年中该区域的年均降水为 330 mm, 夏季(6—8 月)平均气温和降水为 16.5 °C 和 232 mm, 冬季(12—2 月)平均气温和降水为 -24 °C 和 8 mm(Kharuk *et al.*, 2013; Liu, 2013)。土壤类型主要为石灰壤, 地下水位大约为几十米。植被是以落叶松(*Larix gmelinii*)天然林和人工林以及白桦(*Betula platyphylla*)、山杨(*Populus davidiana*)天然林为主, 伴有少量黑桦(*B. dahurica*)。研究区内的落叶松人工林平均林龄在 40 a 左右, 由于当地森林保护的各項政策, 人为干扰措施主要表现为移除枯木而进行的择伐, 对落叶松人工林的种群竞争作用不明显, 因此在这里不作为考虑因素。

### 1.2 研究方法

**1.2.1 样地调查** 野外实地调查主要于 2016 年 7—8 月进行。在研究区内自南往北的方向上选取具有明显森林衰退现象的典型样地 8 个(图 1), 设置样方面积 30 m×30 m, 在每个样方内, 记录每棵树的位置(X、Y 坐标轴)、胸径、基径、树高、冠幅、枝下高、枯枝落叶量占比等, 并同时调查样地的经纬度、海拔、坡度坡向等地形因子。本文将树木的枯枝量占有树枝总量的比例作为树木衰退程度。调查的 8 个样地均为落叶松人工纯林, 树木之间的竞争种类主要表现为种内竞争。

从表 1 可以看出, 样地对象木株数为 25~65 株不等, 株数较少的几个样地树木平均胸径一般较大, 平均树高也高于其他样地。样地 A 年均降雨量为 450 mm, 较为湿润, 其他样地年均降雨量为 350~380 mm, 较为干旱。相比较而言, 样地 A 的竞争强

表 1 样地基本信息

Table 1 Basic information of the study sites

样地编号	地点	群落类型	对象木株数	平均胸径 (cm)	平均树高 (m)	郁闭度	年均降雨量 (mm)	海拔 (m)	坡度 (°)	林分密度 (株·hm <sup>-2</sup> )
A	乌兰坝林场	落叶松人工纯林	29	24.2	11.7	0.28	450	973	0	567
B	宝日格斯太	落叶松人工纯林	41	18.9	9.6	0.50	350	1154	5	711
C	宝日格斯太老造林地	落叶松人工纯林	31	18.8	8.5	0.30	350	1224	2	578
D	罕达盖林场	落叶松人工纯林	26	18.6	10.5	0.20	350	885	5	478
E	五岔沟林场	落叶松人工纯林	51	20.0	9.1	0.40	380	850	12	878
F	五岔沟林场大样地	落叶松人工纯林	25	23.3	9.6	0.35	380	900	10	478
G	乌尔根	落叶松人工纯林	65	17.8	9.9	0.40	360	620	3	956
H	根河	落叶松人工纯林	25	27.6	14.5	0.35	360	714	0	417

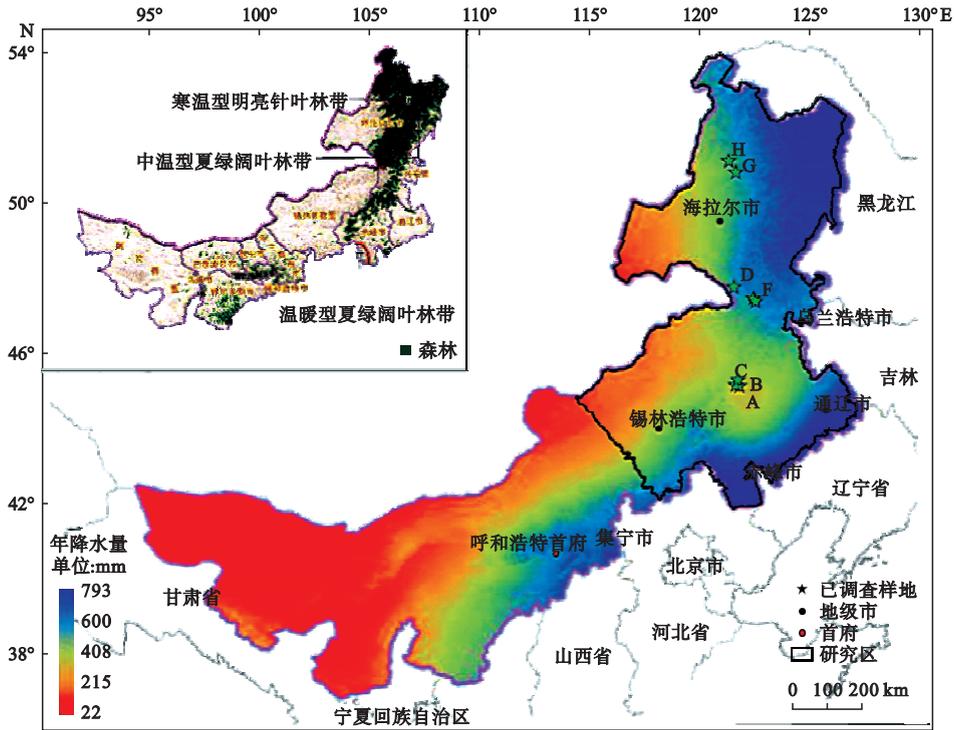


图1 采样分布点与降水量信息

Fig.1 Distribution of plots and precipitation in the study sites

度相对较缓和。不同样地林分密度的差异较大,最大为样地 G 的  $956 \text{ 株} \cdot \text{hm}^{-2}$ , 最小为样地 H 的  $417 \text{ 株} \cdot \text{hm}^{-2}$ 。各样地之间郁闭度相差不大,变化范围在  $0.2 \sim 0.5$ , 在实地考察中,部分样地存在因树木枯死导致的林窗现象,其中株数较少的样地郁闭度一般较低。

**1.2.2 确定竞争范围** 本文根据 Mapinfo 的相邻多边形地理分析功能确定竞争范围和竞争木。用胸径倒数作为权重因子对 Voronoi 图进行加权,利用 Arcgis 软件中的加权泰森多边形工具得到加权后的 Voronoi 图。

**1.2.3 竞争指数** 选取 Hegyi 的单木竞争指数模型表征研究区森林样地的竞争状况,公式如下:

$$CI_i = \sum_{j=1}^n (D_j D_i^{-1} L_{ij}^{-1})$$

式中:  $CI_i$  为对象木  $i$  的竞争指数;  $j$  是竞争木;  $D_i$ 、 $D_j$  分别为对象木和竞争木的胸径;  $L_{ij}$  是对象木与竞争木之间距离;  $n$  为竞争木数量。竞争指数越大表明对象木受到周围竞争木的竞争越激烈。

样地内所有对象木竞争指数(样地竞争指数)为:

$$CI = \sum_{i=1}^n CI_i$$

式中:  $CI$  为样地水平上的竞争指数;  $n$  为对象木个数。

## 2 结果与分析

### 2.1 各样地竞争指数

图 2 所示,研究区的样地竞争指数数值最大为 G 样地 124.91, 最小为 H 样地 28.65, 总体上差异非常大。从样地的个体竞争指数层面分析,在 SPSS 中对样地内所有个体竞争指数的数据进行检验,结果显示,方差齐性  $P$  值 = 0.001, 选择未假定方差齐

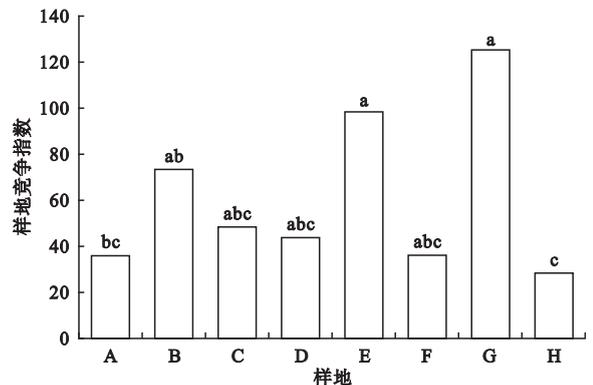


图2 各样地的样地竞争指数

Fig.2 Competition intensity index at the plot level in study site

性的 Tamhane's T2 法进行方差分析,显示各样地之间存在明显差异,其中样地 G 与样地 A、H 差异显著;样地 H 与样地 B、E 和 G 差异显著;样地 A 与样地 E、G 差异显著。而样地 C、D、F 与其他样地的个体竞争差异均不明显。

## 2.2 树木胸径大小对个体水平上树木竞争指数的影响

从图 3 可以看出,各样地内都呈现出较为一致的竞争指数与径级的变化趋势,即对象木的径级越大,种内竞争随之逐渐减弱。落叶松竞争压力在 5~10 cm 径级最高。然而,在不同样地,同一径级内的落叶松竞争压力也不同,特别在 10~15 cm 径级的竞争指数差异较大,最大为样地 E 的 4.05,最小为样地 F 的 2.25。25~30 cm 径级的竞争指数差异较小,变化幅度在 0.57~0.99。

将各样地落叶松对象木的竞争强度与其胸径进行回归分析,结果表明两者的关系服从幂函数关系,即:

$$CI = AD^{-B}$$

式中,CI 为竞争指数,D 为对象木的胸径,A、B 为参数。

实验拟合后得到各样地的模型参数,如表 2 所示。从表 2 得出,各样地的竞争指数和对象木胸径的关系都近似服从幂函数,n 拟合系数集中在 0.5~0.8,能较好地指示样地变化情况,表明在不同样地中,胸径与个体竞争强度的关系较为密切。

对所有样地的对象木作为整体进行曲线拟合,结果如图 4,得到  $CI = 149.368D^{-1.548}$  ( $R^2 = 0.646$ ,  $P < 0.01$ ,  $N = 293$ ),在函数图像上能看出明显的拐点即当胸径增加到一定水平后,竞争强度随胸径的增加变化幅度减小。

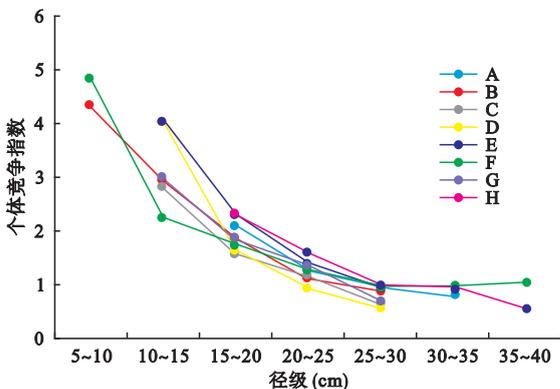


图 3 各样地竞争指数与径级的变化关系  
Fig.3 Relationship between competition index and diameter

表 2 各样地幂函数拟合参数

Table 2 Fitting parameters of power functions in study sites

样地	A	B	R <sup>2</sup>
A	391.381	1.834	0.682
B	149.592	1.580	0.803
C	319.38	1.856	0.747
D	1209.244	2.347	0.677
E	1261.999	2.205	0.804
F	57.263	1.233	0.577
G	316.225	1.820	0.647
H	458.026	1.837	0.556

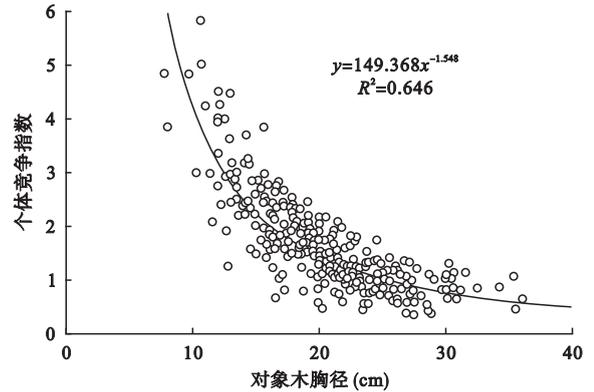


图 4 人工落叶松竞争强度与对象木胸径关系模拟  
Fig.4 Power function of competition intensity of artificial *Larix gmelinii* and DBH of object trees

## 2.3 个体水平上的种群竞争指数与树木各生理指标的相关性

利用 Pearson 相关分析法分析各样地树木个体水平上的竞争强度与树木的冠幅、胸径、树高以及树木衰退程度等生理指标的关系,得到表 3。表 3 显示,各样地竞争指数与对象木胸径大小呈显著负相关关系。总体上竞争指数与树高和冠幅呈显著负相关关系,样地 A 与样地 H 的个体竞争指数与树高关

表 3 竞争指数与生理指标的相关性

Table 3 Correlation between competition index and physiological index

样地	胸径	树高	冠幅	树木衰退程度	枝下高
A	-0.801 **	-0.262	-0.135	0.093	-0.270
B	-0.898 **	-0.629 **	-0.574 **	0.163	-0.446 **
C	-0.869 **	-0.545 **	-0.412 *	-0.138	-0.189
D	-0.811 **	-0.388 *	-0.623 **	0.499 **	-0.071
E	-0.885 **	-0.491 **	-0.364 **	-0.090	-0.005
F	-0.751 **	-0.817 **	-0.381	-0.241	-0.185
G	-0.806 **	-0.307 *	-0.492 **	0.567 **	0.326 **
H	-0.776 **	-0.232	-0.360	-0.120	0.297
总体	-0.770 **	-0.405 **	-0.387 **	0.180 **	-0.026

\*,表示在 0.05 水平上显著, \*\*,表示在 0.01 水平上显著。

表 4 样地竞争指数影响因素的多元线性回归分析

Table 4 Multivariate linear regression analysis on factors of competition index at plot level

因变量	预测变量	未标准化系数		标准化系数	<i>t</i>	<i>P</i>	<i>R</i> <sup>2</sup>	<i>F</i>	<i>P</i>
		$\beta$	标准误差	Beta					
样地竞争 指数 <i>CI</i>	常量	44.244	16.26		2.721	0.053	0.991	259.622	0
	林分密度	0.164	0.006	0.936	25.455	0			
	年均降雨量	-0.179	0.037	-0.175	-4.878	0.008			
	海拔	-0.022	0.006	-0.128	-3.496	0.025			
	常量	-46.984	10.458		-4.493	0.004	0.943	116.086	0
	林分密度	0.171	0.016	0.975	10.744	0			

系不显著,样地 A、F 与 H 的个体竞争指数与冠幅关系不显著。因此,植株个体越大,发育越成熟,所受的竞争压力也越小。各样地竞争指数与枝下高的变化关系并不统一,其中样地 B 呈现出两者显著负相关关系,而样地 G 呈现显著正相关关系。样地 D 与样地 G 的树木衰退程度与竞争指数呈显著正相关关系,其他样地的个体竞争指数与树木衰退程度的关系多数不显著,但在总体上,个体竞争指数与树木衰退程度呈显著正相关关系。说明树木所受的竞争压力越大,造成的死亡风险也越高。同时,老化、得病的树木随着生理功能的下降,竞争能力也随之减弱。

#### 2.4 立地条件对样地水平上竞争指数的影响

在相关分析中,年均降雨量、海拔、坡度、林分密度、郁闭度各指标之间没有显著的关系。因此以样地竞争指数为因变量,以年均降雨量、海拔、坡度、林分密度、郁闭度作为自变量,采用逐步回归方法(Stepwise)筛选变量,建立多元线性回归模型,最后得到最优拟合样地竞争指数影响因素方程(表 4):样地竞争指数  $CI = 0.936 \times \text{林分密度} - 0.175 \times \text{年均降雨量} - 0.128 \times \text{海拔}$ 。经方差检验,  $F = 259.622$ ,  $P = 0.00$ ,  $R^2 = 0.991$ ,即模型中引入的变量可解释样地竞争指数的 99.1%。但在林分密度作为方程唯一因素时,方差为样地竞争指数  $CI = 0.975 \times \text{林分密度}$ ,拟合度高达 0.943,表明在所有因素中,林分密度对于样地水平上的竞争指数的影响贡献最大。

### 3 讨论

#### 3.1 胸径是个体水平上落叶松种群竞争的决定因子

通过分析落叶松人工林个体水平上竞争指数特征及其影响因素,发现较小的对象木所受的竞争压力较大。10~15 cm 径级的幼树受到的竞争压力容易受到环境的影响,自身的资源获取能力很大程度

上取决于环境的供给情况,25~30 cm 径级的植株的树冠和树根也发育成熟,竞争能力趋于稳定,受到环境的影响并不显著。

整体上,落叶松的竞争指数和自身的生长阶段、径级大小密切相关。在幼树阶段,落叶松受到周围同种树的影响较大,竞争指数也最高。伴随着竞争关系,个体间的自疏作用加强,致使植株间的资源竞争减弱(王海军等,2015),同时随着植株的根系和树冠发育逐渐健全,其资源获取的能力增强并稳定,所受竞争压力就有所减缓。结合样地基本信息,发现样地 G 的林分密度最高,海拔最低,年均降雨量也较低,树木平均胸径最小,个体竞争指数的平均值高达 1.92,同样高林分密度的样地 E 个体竞争指数的平均值也很高,样地 B 林分密度虽然较高,但个体竞争指数平均值并不高,猜测是高海拔减缓了种群竞争(徐道炜等,2016)。另外,在 0~5 cm 径级的落叶松幼苗基本没有,更新层较薄弱。所以该区域有必要采取人工抚育等相关措施,促进落叶松更新。植株获取资源的能力会随着其生长阶段逐渐增强并稳定,因此关于纯林的栽培管理和合理经营可根据这一特性进行改进。

通过回归模拟,结果显示各样地的竞争强度和对象木胸径大小存在显著的幂函数关系,即落叶松的种内竞争强度会随着对象木胸径变大而减小。这与项小燕等(2015)对大别山五针松(*Pinus dabeshanensis*)的种内竞争、李际平等(2015)对福寿山林场杉木林(*Cunninghamia lanceolata*)的竞争状况、付梦瑶等(2016)对松栎混交林马尾松(*Pinus massoniana*)的种内种间竞争等的研究结果比较相似(李际平等,2015;项小燕等,2015;付梦瑶等,2016)。在相关性分析中,各样地的胸径与个体竞争指数强度呈显著负相关关系,并且绝对值达到 0.7 以上,说明在不同样地中,胸径对落叶松的个体竞争状况有很大的影响。总体上对象木胸径达到 20 cm 以后,竞争

指数变化平缓并且保持在较低的水平,这符合林木生长过程和自疏规律(刘方炎等,2010)。这可能是落叶松林在胸径达到 20 cm 后,树高高于周围竞争木,占据一定的资源空间,所受的竞争压力减小。因此建议该区域的管理者和经营者针对胸径 < 20 cm 的落叶松采取一定的措施缓解其竞争压力,比如进行渐伐等,以保护落叶松纯林。此外,各样地的树冠大小和树高也和竞争指数呈现不同程度负相关关系,证明植株个体获取资源的能力与所受的竞争压力紧密相关。较大的树木拥有较大的树冠和较庞大的根系,提高了树木的光捕获能力和对土壤水分和养分的获取能力(项小燕等,2015)。而较小的树木通常被其较大的邻木所遮蔽,无法与尺寸较大的树木竞争光照、水分和营养物质,最终导致生长受到抑制(Coomes *et al.*, 2007)。此外,树木的大小影响着树木对资源的存储能力。较大的树木拥有更多的存储资源,这使它们比较小的树木具有更大的竞争优势,因此受到竞争的影响较少(McDonald *et al.*, 2002)。树木的枝下高影响其树干形状和树木生长(赵国华,2015),一般来说,在密度较高的林分中,竞争激烈,植株会出现明显的自然整枝现象并有较高的枝下高(徐成立等,2005)。但在此次研究中,个体竞争指数与枝下高的关系并不显著,可能是因为树种自身的生理特性决定的。树木衰退程度与竞争指数呈现正相关关系,表示树木所有的竞争压力越大,造成的死亡风险也越高,同时老化、得病的树木随着生理功能的下降如光合速率下降,水分传导效率下降等,竞争能力也随之减弱,受到周围树木的竞争压力增强,增大死亡风险(Lugo *et al.*, 1996; Domec *et al.*, 2008)。

### 3.2 林分密度是样地水平上竞争指数的决定因素

不同样地具有不同的环境条件,导致即使是同一种植物其种内竞争强度也会有所不同(刘瑞等,2013)。通过方差分析,证明各样地竞争指数分布之间存在差异。利用多元线性回归模型进行分析,显示林分密度是影响样地竞争水平最重要的因素,而年均降雨量和海拔也有显著的作用。林分密度会影响植株的直径生长即树木直径会随着林分密度增加而减小,这在一些研究中得到了较为一致的结论(纪楠等,2003;张光灿等,2007)。同时林分密度也会影响个体的树冠发育:林分密度越大,个体之间的冠幅压力增大,冠幅就会变小(郑泽良等,2008)。此外,林分密度会改变光照条件和土壤环境从而影

响土壤层有机质的含量(康冰等,2009;赵汝东等,2012)。概括来说,林分密度会影响植物对光照资源、土壤资源的获取,是样地水平上种群竞争的决定性因子。降雨量是植物获取水资源的重要来源。在干旱和半干旱地区,水分的可利用性是限制植物生长的重要因素。降雨量较少,水资源紧张,会加剧植物间的竞争作用。在本研究中,年均降雨量最高的样地 A 的竞争状况相对平缓,竞争最激烈的 G 样地年均降水量相对较少。此外,在一些研究中得出,种群竞争会随海拔、坡向、坡位和坡度等因子呈现出规律的变化。在低海拔处竞争特别是对光资源的争夺最激烈(Grace, 1991)。

郁闭度可以反映林分结构和密度(李永宁等,2008)。一般来说,郁闭度越大,植物对光和空间的争夺加剧,导致竞争强度的增大(满自红等,2008)。然而,本研究却发现,由于各样地间的郁闭度差异并不明显,样地水平上的竞争指数强度与郁闭度的关系并不显著。本研究中也发现,海拔越高,样地水平上的种群竞争就越弱。

种群竞争是森林死亡的内在驱动机制,然而在大面积范围内种群竞争如何影响树木死亡还是未知的话题,本研究对森林死亡热点区域优势树种的种群竞争及其影响因素进行了详细分析,下一步研究着重关注种群竞争如何影响森林死亡,包括林木如何对土壤中的水分和营养物以及光照等进行竞争,如何在干旱胁迫下进行水分的有效利用以及在长时间尺度上种群竞争与森林死亡的关系等。

### 参考文献

- 付梦瑶,崔秋芳,吴明,等. 2016. 松栎混交林中马尾松的种内种间竞争. 河南农业大学学报, (3): 311-317.
- 纪楠,周文成. 2003. 合理造林密度与林分生长关系的探讨. 林业勘查设计, (4): 35.
- 康冰,刘世荣,蔡道雄,等. 2009. 马尾松人工林林分密度对林下植被及土壤性质的影响. 应用生态学报, 20(10): 2323-2331.
- 李际平,房晓娜,封尧,等. 2015. 基于加权 Voronoi 图的林木竞争指数. 北京林业大学学报, 37(3): 61-68.
- 李永宁,张宾兰,秦淑英,等. 2008. 郁闭度及其测定方法研究与应用. 世界林业研究, 21(1): 40-46.
- 刘瑞,李毅,刘世增,等. 2013. 干旱区油蒿种群种内竞争研究. 中国农学通报, 29(10): 51-57.
- 刘微. 2010. 落叶松人工林单木生长模型的研究(硕士学位论文). 哈尔滨: 东北林业大学.
- 刘方炎,李昆,廖声熙,等. 2010. 濒危植物翠柏的个体生长动态及种群结构与种内竞争. 林业科学, 46(10):

- 23-28.
- 满自红, 张小翠, 瞿学方, 等. 2008. 甘肃连城国家级自然保护区青海云杉种内种间竞争的研究. 林业资源管理, (5): 86-89.
- 孙嘉男, 王孝安, 郭 华, 等. 2010. 黄土高原柴松群落优势乔木树种的竞争关系. 生态学杂志, **29**(11): 2162-2167.
- 汤孟平, 陈永刚, 施拥军, 等. 2007. 基于 Voronoi 图的群落优势树种种内种间竞争. 生态学报, **27**(11): 4707-4716.
- 王海军, 程华荣, 林石狮, 等. 2015. 深圳羊台山森林公园红鳞蒲桃种内与种间竞争研究. 广东林业科技, (1): 23-28.
- 项小燕, 吴甘霖, 段仁燕, 等. 2015. 大别山五针松种内和种间竞争强度. 生态学报, **35**(2): 389-395.
- 徐成立, 张景兰, 陈东来. 2005. 树冠圆满度对树木生长的影响及作用研究. 河北农业大学学报, **28**(3): 45-48.
- 徐道炜, 刘金福, 洪 伟. 2014. 森林群落种内种间竞争研究进展. 亚热带农业研究, **10**(3): 199-204.
- 薛 立, 傅静丹. 2012. 影响植物竞争的因子. 中南林业科技大学学报, **32**(2): 6-15.
- 张光灿, 周泽福, 刘 霞, 等. 2007. 五台山华北落叶松水源涵养林密度结构与生长动态. 中国水土保持科学, **5**(1): 1-6.
- 张忠华, 胡 刚, 秦 川, 等. 2016. 青秀山风景区优势种大叶栎种内与种间的竞争关系. 中南林业科技大学学报, **36**(1): 67-71.
- 赵国华. 2015. 枝下高与树干干形关系的研究. 河北林业科技, (5): 3-5.
- 赵汝东, 樊剑波, 何园球, 等. 2012. 林分密度对马尾松林下土壤养分及酶活性的影响. 土壤, **44**(2): 297-301.
- 郑泽良, 陈文久, 文辉斌. 2008. 造林密度对四川桉木生长的影响. 湖南林业科技, **35**(1): 16-17.
- Aakala T, Fraver S, D' Amato AW, *et al.* 2013. Influence of competition and age on tree growth in structurally complex old-growth forests in Northern Minnesota, USA. *Forest Ecology and Management*, **308**: 128-135.
- Anning AK, Mccarthy BC, *et al.* 2013. Competition, size and age affect tree growth response to fuel reduction treatments in mixed-oak forests of Ohio. *Forest Ecology and Management*, **307**: 74-83.
- Bannikova IA. 2003. Forest-steppe of Interior Asia: Structure and function. *Trudy Sovmestnoy Rossiysko-Mongol' skoy Kompleksnoy Biologicheskoy Ekspeditsii*, **43**: 1-287.
- Bisbing S, Cooper DJ, D' Amore DV, *et al.* 2014. Physiological stress and interspecies competition determine tree species distributions across a peatland to forest gradient in southeast Alaska. 99th ESA Annual Convention 2014. Sacramento: European Space Agency.
- Canham CD, Lepage PT, Coates KD. 2004. A neighborhood analysis of canopy tree competition: Effects of shading versus crowding. *Canadian Journal of Forest Research*, **34**: 778-787.
- Canham CD, Papaik MJ, Uriarte M, *et al.* 2006. Neighborhood analyses of canopy tree competition along environmental gradients in new England forests. *Ecological Applications*, **16**: 540-554.
- Coates KD, Canham CD, Lepage PT. 2009. Above-versus below-ground competitive effects and responses of a guild of temperate tree species. *Journal of Ecology*, **97**: 118-130.
- Coomes DA, Allen RB. 2007. Effects of size, competition altitude on tree growth. *Journal of Ecology*, **95**: 1084-1097.
- Domec JC, Lachenbruch B, Meinzer FC, *et al.* 2008. Maximum height in a conifer is associated with conflicting requirements for xylem design. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105**: 12069-12074.
- Grace JB. 1991. A clarification of the debate between Grime and Tilman. *Functional Ecology*, **5**: 583-587.
- Hegyí F. 1974. A simulation model for managing jack-pine stands// Growth Models for Tree and Stand Simulation. Sweden: Royal College of Forestry: 74-90.
- Kharuk VI, Ranson KJ, Oskorbin PA, *et al.* 2013. Climate induced birch mortality in Trans-Baikal Lake region, Siberia. *Forest Ecology and Management*, **289**: 385-392.
- Liu H, Williams AP, Allen CD. 2013. Rapid warming accelerates tree growth decline in semi-arid forests of Inner Asia. *Global Change Biology*, **19**: 2500-2510.
- Liu H, Xu L, Cui H. 2002. Holocene history of desertification along the woodland-steppe border in Northern China. *Quaternary Research*, **57**: 259-270.
- Liu Y, Cai Q, Shi J, *et al.* 2005. Seasonal precipitation in the south-central Helan Mountain region, China, reconstructed from tree-ring width for the past 224 years. *Canadian Journal of Forest Research*, **35**: 2403-2412.
- Lugo AE, Scatena FN. 1996. Background and catastrophic tree mortality in tropical moist, wet, and rain forests. *Biotropica*, **28**: 585-599.
- McDonald EP, Kruger EL, Riemenschneider DE, *et al.* 2002. Competitive status influences tree-growth responses to elevated CO<sub>2</sub> and O<sub>3</sub> in aggrading aspen stands. *Functional Ecology*, **16**: 792-801.
- Weigelt A, Jolliffe P. 2003. Indices of plant competition. *Journal of Ecology*, **91**: 707-720.
- Wichmann L. 2001. Annual variations in competition symmetry in even-aged Sitka spruce. *Annals of Botany*, **88**: 145-151.

作者简介 刘怡青,女,1993年生,硕士研究生,主要从事森林生态学方面的研究。E-mail: 201521190006@mail.bnu.edu.cn

责任编辑 张 敏