

DOI: 10.5846/stxb202103180724

张建亮, 郭子良, 钱者东, 吕莹莹, 崔国发. 珍稀濒危植物长白松 (*Pinus sylvestris* var. *sylvestriiformis*) 天然种群生存压力. 生态学报, 2021, 41(24): 9581-9592.

Zhang J L, Guo Z L, Qian Z D, Lü Y Y, Cui G F. Survival pressure of a rare and endangered plant natural population of *Pinus sylvestris* var. *Sylvestriiformis*. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(24): 9581-9592.

珍稀濒危植物长白松 (*Pinus sylvestris* var. *sylvestriiformis*) 天然种群生存压力

张建亮¹, 郭子良², 钱者东¹, 吕莹莹¹, 崔国发^{3,*}

1 生态环境部南京环境科学研究所, 南京 210042

2 中国林业科学研究院湿地研究所, 北京 100091

3 北京林业大学, 北京 100083

摘要:为了揭示珍稀濒危植物长白松 (*Pinus sylvestris* var. *sylvestriiformis*) 天然种群生存压力状况, 在全面调查长白山国家级自然保护区长白松分布的基础上, 基于邻体干扰模型, 引入树高、冠幅、方位等因子, 提出 3 种生存压力指数: 个体生存压力指数、种群生存压力指数和群落生存压力指数, 分析天然长白松所处 6 种群落类型中的生存压力。结果表明: 长白松承受群落生存压力 (PI) 从大到小依次为: 白桦-臭冷杉群落 ($PI=21.532$)、红松-长白松群落 ($PI=14.185$)、白桦群落 ($PI=13.262$)、臭冷杉-长白松群落 ($PI=8.752$)、长白落叶松-鱼鳞云杉群落 ($PI=7.780$) 和蒙古栎群落 ($PI=5.440$)。多重比较单向方差分析表明, 6 种群落类型中长白松生存压力总体上差异明显, 白桦-臭冷杉群落中长白松生存压力最大, 显著高于其他 5 种群落; 竞争树种主要为长白落叶松、红松、长白松、山杨和白桦, 这 5 个树种生存压力大小占群落生存压力的 87%; 红松-长白松群落和白桦群落中长白松生存压力无明显差异, 但显著高于臭冷杉-长白松群落、长白落叶松-鱼鳞云杉群落和蒙古栎群落; 臭冷杉-长白松群落、长白落叶松-鱼鳞云杉群落和蒙古栎群落中长白松生存压力相对较小, 彼此无明显差异。长白松生存压力与其所处植物群落演替阶段及其龄级结构有关。目前, 保护区采取严格保护和管理方式不完全有利于长白松种群的稳定发展。根据长白松种群所处的植物群落生境特点、种群生存压力状况并结合种群年龄结构特征, 针对不同群落类型提出相应抚育措施建议以期为长白松天然种群的保护提供参考。

关键词: 长白松; 种群; 邻体干扰模型; 生存压力; 长白山

Survival pressure of a rare and endangered plant natural population of *Pinus sylvestris* var. *Sylvestriiformis*

ZHANG Jianliang¹, GUO Ziliang², QIAN Zhedong¹, LÜ Yingying¹, CUI Guofa^{3,*}

1 Nanjing Institute of Environmental Sciences, Ministry of Ecology and Environment of the People's Republic of China, Nanjing 210042, China

2 Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

3 Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

Abstract: In order to reveal the rare and endangered plant *Pinus sylvestris* var. *Sylvestriiformis* natural population survival pressure status, we made a comprehensive survey of distribution of *Pinus sylvestris* var. *sylvestriiformis* population by setting up quadrats according to the altitude gradient in Changbai Mountain National Nature Reserve. We proposed three kinds of survival pressure index including individual survival pressure index, population survival pressure index and community

基金项目: 国家重点研发计划项目 (2018YFC0507203); 中央级公益性科研院所基本科研业务专项 (GYZX180105, GYZX190205); 生态环境部科研项目-自然保护区监督管理支撑

收稿日期: 2021-03-18; 采用日期: 2021-10-15

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: fa6716@163.com

survival pressure index to analyze the survival pressure of *Pinus sylvestris* var. *Sylvestriformis* in six types of plant communities. Ecological factors such as tree height, canopy width and tree azimuth were introduced into the pressure survival index based on neighborhood interference model. Results showed that the survival pressure of *Pinus sylvestris* var. *Sylvestriformis* presented obvious difference in six types of plant communities. The survival pressure from more to less in proper order were *Betula platyphylla*-*Abies nephrolepis* community, *Pinus koraiensis*-*Pinus sylvestris* var. *sylvestriformis* community, *Betula platyphylla* community, *Abies nephrolepis*-*Pinus sylvestris* var. *Sylvestriformis* community, *Larix olgensis*-*Picea jezoensis* community, and *Quercus mongolica* community. Multiple comparative one-way analysis of variance showed that there were significant differences in the survival pressure among the six communities. The survival pressure in *Betula platyphylla*-*Abies nephrolepis* community was the highest, which was significantly higher than that in other five communities. The main competitive species were *Larix olgensis*, *Pinus koraiensis*, *Pinus sylvestris* var. *sylvestriformis*, *Populus davidiana*, and *Betula platyphylla*, which accounted for 87% of the total community survival pressure of *Pinus sylvestris* var. *Sylvestriformis*. There was no significant difference in the survival pressure of *Pinus koraiensis*-*Pinus sylvestris* var. *sylvestriformis* community and *Betula platyphylla* community, but the survival pressure of *Pinus koraiensis*-*Pinus sylvestris* var. *sylvestriformis* community was significantly higher than that of *Abies nephrolepis*-*Pinus sylvestris* var. *Sylvestriformis* community, *Larix olgensis*-*Picea jezoensis* community, and *Quercus mongolica* community. Among the latter three communities, there was no significant difference in the survival pressure. *Pinus sylvestris* var. *Sylvestriformis* was a strongly heliophilous species, the survival pressure of *Pinus sylvestris* var. *Sylvestriformis* was related to the plant communities succession stage and age structure of *Pinus sylvestris* var. *Sylvestriformis* population. The strict protection and management in the Changbai Mountain Nature Reserve was not completely conducive to the stable development of the population of *Pinus sylvestris* var. *Sylvestriformis*. Finally, according to the characteristics of plant community habitat, population survival pressure and population age structure characteristics, we put forward the corresponding management measures for six types of plant communities to provide reference for the protection of the population of *Pinus sylvestris* var. *Sylvestriformis*.

Key Words: *Pinus sylvestris* var. *Sylvestriformis*; population; neighborhood interference model; survival pressure; Changbai Mountain

长白松(*Pinus sylvestris* var. *sylvestriformis*)是长白山地区特有种,国家一级重点保护野生植物^[1]、IUCN 红色名录濒危(EN)物种^[2]。天然长白松种群仅分布于长白山北坡海拔 630—1400 m, 128°05′—128°25′E, 42°06′—42°42′N 的狭长范围内^[3],分布区极其狭窄,除在吉林延边朝鲜族自治州二道白河镇附近较为集中形成成片纯林外,其余多散生在二道白河和三道白河的阶地上,与红松(*Pinus koraiensis*)、长白落叶松(*Larix olgensis*)、云冷杉及一些阔叶树种形成独具特色的长白松混交林。以往长白松研究多集中在长白松起源^[4]、种实性状^[5]、干性特征^[6]、生物量^[7]、生理^[8-11]、引种造林技术^[12-14]以及气候变化响应^[15]等方面,天然长白松种群生态学特征研究报道不多,尤其是天然长白松个体及其种群竞争及其生存压力方面未见相关报道。

竞争关系在自然界植物群落内部普遍存在,其对植物个体生长发育^[16]、种群结构与动态^[17]、群落构建^[18]等方面均具有重要的影响。生态学家通过对有机体间竞争的大量研究认为,竞争是指两个或两个以上的有机体在利用同一资源时,由于所需的环境资源或能量不足的情况下而产生的相互作用,通常这种作用会对其中一有机体产生负面影响^[19-21]。生态上邻体的竞争引起的对目标物种个体生长、存活和繁殖等抑制程度,产生竞争效应^[22-23]。这种竞争效应即表现为目标物种个体的生存压力。群落中物种个体由于的竞争产生的生存压力受到多种因素的影响,其中包括内在因素(如个体大小、所处生长发育阶段、个体生活力)和外界因素(如所处地形、气候、相邻植株个体大小等)^[24]。目前,描述珍稀濒危乔木个体及种群的生存压力模型主要有两类:依赖距离的竞争指数和不依赖距离的竞争指数^[25-26]。不依赖距离的竞争指数只测量相关的密度和相对大小,对树木所在位置不做具体测量。由于珍稀濒危植株个体主要受邻近植株影响,受较远植株影

响较小,故较少采用。与距离有关的竞争模型中,Hegyi 单木竞争指数是测度林木个体间竞争强度较常用的指标^[27-28],由于其简便易算应用较广^[29-31]。如潘磊磊等^[32]利用 Hegyi 竞争指数研究沙地樟子松天然林南缘分布区林木的种内竞争特征;刘韶辉等^[33]在湖南会同鹰嘴界国家级自然保护区内设置 0.96 公顷次生阔叶林样地,利用 Hegyi 的单木竞争指数对优势树种进行种内种间竞争分析研究。杜秀芳等^[34]以浙江省杭州市临安区的乔木林为对象,基于 Voronoi 图的 Hegyi 竞争指数,在区域尺度上对临安区多种森林类型的竞争关系进行分析。张岳西^[35]基于 Hegyi 竞争指数提出改进模型,保证了数学逻辑的一致性,增加了生态学的解释意义,并以重庆市缙云山马尾松林为例,进行了实例研究。然而,传统邻体干扰模型在空间占据力及其对光资源竞争作用方面分析不足(如未考虑竞争个体方位等因子),仍然存在进一步改进空间。

吉林长白山国家级自然保护区是天然长白松天然种群的主要分布地,本文以保护区内天然长白松种群为研究对象,通过进一步改进传统邻体干扰模型,提出了 3 种生存压力指数:个体生存压力指数、种群生存压力指数和群落生存压力指数。在全面调查自然保护区天然长白松种群分布的基础上,研究分析群落中不同物种对长白松的竞争作用,以阐明长白松分布的不同群落类型中长白松承受的群落生存压力,为天然长白松种群的保护以及自然保护区的管理提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 研究地概况

长白山位于中国东北部,是欧亚大陆东岸的最高山。长白山国家级自然保护区位于长白山脉东南吉林省安图、抚松、长白三县交界处,东南部与朝鲜相毗邻。地理坐标介于 127°42′55″—128°16′48″E, 41°41′49″—42°25′18″N 之间。保护区垂直高差近 2000m,海拔介于 720—2691m。长白山地带性气候为温带湿润季风气候。冬季盛行风来自干冷的大陆,气候寒冷而干燥;夏季盛行风来自海洋,气候温暖湿润^[36]。区内植物属长白山植物区系,植被垂直带谱完整,随海拔梯度呈垂直变化,植被主要由红松阔叶林、针叶林、岳桦林、草甸、高山苔原等组成,具有明显的垂直分布规律。长白松种群主要分布在海拔 1400m 以下针叶林及针阔混交林带。

1.2 样地设置与调查

在实地考察保护区长白松种群分布基础上,采用典型抽样法沿海拔梯度在长白松分布植物群落中选取代表性样地,兼顾不同的种群密度设置样方 47 个,调查面积总计 18800m²。

样方调查时,记录样方位置(经纬度)、海拔、坡度、坡向、郁闭度、枯枝落叶层厚度、苔藓厚度等生境因子。样方大小为 20m×20m,将样方划分为 16 个 5m×5m 的小样方。以小样方为单位,对样方内的胸径大于 4cm 的乔木进行每木检尺,包括胸径、树高、冠幅、枝下高等指标。其中,树高采用 CGQ-1 型测高器进行测量,每个 20m×20m 样方中测量 4 株植株作为标准木,其他植株树高根据与标准木的相对高度进行估测。冠幅采用双向测量法,即记录植株树冠垂直投影东西、南北轴的长度。同时,以每个小样方东北角为坐标原点,测定每株数目的相对坐标(x, y)。对胸径小于 4cm 的长白松幼苗,记录树高、基径、冠幅、树势以及轮枝数。灌木层的调查以样方的四角和中间选取 5 个 2m×2m 的小样方,记录灌木物种的盖度和高度。草本层的调查是在 20m×20m 样方内,随机选取 10 个 1m×1m 的小样方,记录草本物种的个体数(丛数)、盖度和高度。

1.3 物种组成

参考《中国植物志》和中国数字植物标本馆(<http://www.cvh.org.cn>)确定的维管束植物的科、属、种,基于样方调查数据,对长白松分布的植物群落的物种组成进行统计。通过分层计算物种的重要值确定物种在群落中的优势度,乔木重要值=(相对多度+相对显著度+相对频度)/300;灌木(或草本)重要值=(相对盖度+相对高度+相对频度)/300。

1.4 植物群落类型划分

为了突出植物群落中乔木种对群落的建群作用,基于乔木物种重要值,构建 47×27(样方×乔木种)的矩阵,采用多元分析 TWINSpan(双向指示种分析方法)^[37]对长白松所处群落类型进行划分。

1.5 生存压力分析

植物个体的生长主要取决于其立地生境条件及其对环境资源的利用状况(例如光、热、水、土壤等)。邻体干扰理论认为植物受竞争影响程度取决于自身及相邻植物大小、数量、植物利用资源的特性和空间影响区域^[38]。以往邻体干扰模型^[38-43],如张岳西^[35]改进的竞争指数($CI = \frac{\sum D_{i=1}^2}{D \times L}$),仅考虑了邻体胸径(或胸围)

和距离,忽略了邻体的其他特征,同时也未考虑植株个体在群落中所处的方位,在空间占据力及其对光资源竞争作用方面分析不足。本文基于邻体干扰模型,引入邻体高度、冠幅及方位因子,并对距离因子进行了修正基础上,提出 3 个生存压力指数:单株生存压力指数、树种生存压力指数和种群生存压力指数,定量地反映珍稀濒危树种长白松在植物群落中的生存压力大小。

1.5.1 个体生存压力指数(PI_{ij})

个体生存压力指数反映单个个体样木承受的来自邻近某个个体竞争木的生存压力,按下式计算:

$$PI_{ij} = \frac{V_{ij}}{V_i} \times W_{ij} \times \left(1 - \frac{L_{ij}}{H_{ij}}\right) \times \frac{H_{ij}}{H_i}$$

其中, $W_{ij} = \frac{1}{2}(\sin\alpha + 1)$

式中, PI_{ij} 为个体生存压力指数,即长白松第 i 株样木承受的来自第 j 个体竞争木的生存压力;当邻体植株个体高度(H_{ij})大于等于其与调查样木的距离(L_{ij})时,确定此植株为竞争木;当竞争木与样木的距离(L_{ij})等于其树高(H_{ij})时,认为该植株对长白松样木无竞争效应,即 PI_{ij} 为 0;当竞争木树冠越大,与样木距离越近,所处方位越接近样木的正南方向时, PI_{ij} 越大; V_{ij} 为第 j 株竞争木的树冠大小,假设树冠趋于椭圆形,按公式 $V = \frac{1}{4}\pi ab(H - h)$ 计算,其中, a 、 b 分别为冠幅长短轴, h 为枝下高; V_i 为长白松第 i 株样木的树冠大小,单位为 m^3 ; V_i 与 V_{ij} 计算方法相同; W_{ij} 为光竞争因子。考虑到处于不同方位的竞争木对样木光资源竞争程度不同,采用正弦函数计算光竞争因子; α 是第 j 株竞争木相对样木的方位角,即以样木为中心,按正东方向顺时针旋转,竞争木与样木所在直线与正东方向的夹角,如正东为 0° ,正南为 90° ,正西为 180° ,正北为 270° ; H_{ij} 为第 j 株竞争木的树高; L_{ij} 为第 j 株竞争木与长白松第 i 株样木的距离; H_i 为长白松第 i 株样木的树高。

1.5.2 种群生存压力指数(PI_t)

种群生存压力指数反映植物群落中某一竞争树种种群对长白松的生存压力大小。按下式计算:

$$PI_t = \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^m PI_{ij}}{n}$$

式中, PI_t 为种群生存压力指数,反映竞争树种种群对长白松的造成的生存压力大小; n 为长白松样木数量; m 为长白松第 i 株样木 t -树种内的竞争木数量。

1.5.3 群落生存压力指数(PI)

长白松在某植物群落中生存压力指数按下式计算:

$$PI = \sum_{t=1}^q PI_t$$

式中, PI 为群落生存压力指数,即长白松在某植物群落类型中的生存压力指数; q 为竞争木树种的数量。

1.6 长白松在不同群落之间生存压力差异分析

采用单向方差分析(One-Way ANOVA)中的最小显著差值法(LSD)比较 6 种群落中长白松生存压力大小差异,利用 SPSS 18.0 统计分析软件实现。

2 结果与分析

2.1 长白松分布的植物群落类型

利用 TWINSpan 植物群落数量分类方法,将长白松分布的植物群落类型划分为 6 类:蒙古栎(*Quercus mongolica*)群落、臭冷杉(*Abies nephrolepis*)-长白松群落、白桦(*Betula platyphylla*)群落、白桦-臭冷杉群落、红松-长白松群落、长白落叶松-鱼鳞云杉(*Picea jezoensis*)群落(表 1)。

表 1 长白松分布的植物群落类型及其特征
Table 1 Types and characteristics of plant communities in which *Pinus sylvestris* var. *Sylvestriformis* distributed

群落类型 Community types	海拔范围/m Elevation range	郁闭度 Canopy density	主要树种 Principal species	备注 Note
蒙古栎群落 (<i>Quercus mongolica</i> community)	720—920	0.90	蒙古栎、紫椴、假色槭、色木槭、长白松等	灌木层盖度 70%,草本层盖度不到 10%,无苔藓层
臭冷杉-长白松群落 (<i>Abies nephrolepis</i> - <i>Pinus sylvestris</i> var. <i>Sylvestriformis</i> community)	900—1110	0.80	臭冷杉、长白落叶松、长白松、紫椴、蒙古栎、红松等	灌木层盖度 50%,草本层盖度 20%,群落内苔藓不多
白桦群落 (<i>Betula platyphylla</i> community)	1080—1150	0.60	白桦、山杨、红松、长白松等	灌木层盖度 50%左右,草本层盖度 12%—30%,此群落是 20 世纪 90 年代前后林火干扰后的次生群落类型
白桦-臭冷杉群落 (<i>Betula platyphylla</i> - <i>Abies nephrolepis</i> community)	1000—1200	0.55—0.80	白桦、臭冷杉、长白落叶松、红松、长白松等	灌木层盖度 45%,草层盖度 16%,枯枝落叶层 5cm,苔藓较厚 18cm,苔藓盖度 40%
红松-长白松群落 (<i>Pinus koraiensis</i> - <i>Pinus sylvestris</i> var. <i>Sylvestriformis</i> community)	913—1270	0.85 以上	红松、长白松、臭冷杉、长白落叶松等	灌木层盖度 45%,草本层盖度 20%,海拔 1100m 以下群落中藤本植物五味子(<i>Schisandra chinensis</i>)、狗枣猕猴桃(<i>Actinidia kolomikta</i>)较多,苔藓较少
长白落叶松-鱼鳞云杉群落 (<i>Larix olgensis</i> - <i>Picea jezoensis</i> community)	920—1400	0.75	长白落叶松、鱼鳞云杉、臭冷杉、长白松、红皮云山等	灌木层盖度一般在 40%左右,槭属植物在灌木层中形成优势层片,小灌木林奈草盖度较大,越橘(<i>Vaccinium Vitis-Idaea</i>)在群落中常见。草本层盖度 20%,苔藓覆盖面积 33%。海拔 1 200m 以上群落中胸径 20cm 以上的倒木较多

2.2 样木测树因子特征

为了客观反映长白松种群生存压力大小,根据自然保护区中长白松种群的年龄结构特征^[44],选取样木。自然保护区中总计调查长白松样木 72 株,最小胸径 9.2cm,最大胸径 78.8cm,平均胸径 46.69cm。由于自然保护区中,Ⅳ、Ⅴ、Ⅵ、Ⅶ级个体较多,相应地,在这几个龄级中选取样木个体总计 59 株,占样木总数的 81.94%。不同龄级样木的选择基本符合长白松种群年龄结构特征。选择样木龄级分布如见表 2。

表 2 样木胸径分布
Table 2 Diameter at breast height (DBH) distribution of objective trees

龄级 Age class	I 级 Class I	II 级 Class II	III 级 Class III	IV 级 Class IV	V 级 Class V	VI 级 Class VI	VII 级 Class VII	VIII 级 Class VIII
个数 Individual numbers/株	1	8	2	10	15	20	14	2
/%	1.39	11.11	2.78	13.89	20.83	27.78	19.44	2.78

2.3 不同森林群落类型中长白松的生存压力

2.3.1 蒙古栎群落长白松种群生存压力

分布海拔较低的蒙古栎群落中,共调查 7 株长白松样木,平均每株样木的竞争木的株数(即单株样木竞争木株数)约为 26 株(25.57 株),竞争树种中,假色槭、蒙古栎、紫椴等阔叶树种株数较多,分别占竞争木总株数的 21.79%、15.08%和 11.17%。对长白松造成生存压力相对较大的主要是蒙古栎和红松,其树种生存压力指数分别为 2.180、1.382。蒙古栎群落中长白松种群的生存压力指数为 5.440(表 3),相对于其它植物群落类型,长白松种群生存压力总体较弱。

2.3.2 臭冷杉-长白松群落长白松种群生存压力

臭冷杉-长白松群落内,共调查 7 株长白松样木,平均每株样木竞争木株数为约 48 株(47.86 株)。其中,竞争树种中,臭冷杉个体数最多,占竞争木总数的 48.06%(表 4)。长白松在群落中的种群生存压力指数为 8.752。对长白松种群造成生存压力较大的树种主要为长白落叶松和长白松种内个体,两者的树种生存压力指数分别为 3.340、1.770,紫椴在群落中有一定竞争力。臭冷杉由于个体数较多,累计树种的生存压力指数为 1.057。群落中其它树种对长白松的造成的生存压力均有限。

表 3 蒙古栎群落内长白松生存压力
Table 3 Survival pressure of *Pinus sylvestris* var. *sylvestriformis* in *Quercus mongolica* community

竞争木树种 Competitive tree species	单株样木竞争 木平均株数 Average number of competitive trees for a sample tree	竞争木株数占比 Proportion of the number of competitive trees	树种生存压力指数 Species survival pressure index	种群生存压力指数 Population survival pressure index
蒙古栎 <i>Quercus mongolica</i>	3.86	15.08	2.180	5.440
红松 <i>Pinus koraiensis</i>	1.71	6.70	1.382	
长白松 <i>Pinus sylvestris</i> var. <i>sylvestriformis</i>	2.29	8.94	0.876	
紫椴 <i>Tilia mandshurica</i>	2.86	11.17	0.368	
白桦 <i>Betula platyphylla</i>	1.29	5.03	0.209	
长白落叶松 <i>Larix olgensis</i>	1.71	6.70	0.142	
色木槭 <i>Acer mono</i>	2.71	10.61	0.112	
水榆花楸 <i>Sorbus alnifolia</i>	0.29	1.12	0.042	
假色槭 <i>Acer pseudo-sieboldianum</i>	5.57	21.79	0.040	
康椴 <i>Tilia mandshurica</i>	0.57	2.23	0.039	
怀槐 <i>Maackia amurensis</i>	1.00	3.91	0.025	
柠筋槭 <i>Acer trifloru</i>	0.43	1.68	0.012	
臭冷杉 <i>Abies nephrolepis</i>	1.14	4.47	0.012	
枫桦 <i>Betula costata</i>	0.14	0.56	0.000	
汇总 Summary	25.57	100.00	5.440	

表中数据根据 7 株长白松样木计算求得

表 4 臭冷杉-长白松群落内长白松生存压力
Table 4 Survival pressure of *Pinus sylvestris* var. *sylvestriformis* in *Abies nephrolepis*-*Pinus sylvestris* var. *sylvestriformis* community

竞争木树种 Competitive tree species	单株样木竞争 木平均株数 Average number of competitive trees for a sample tree	竞争木株数占比 Proportion of the number of competitive trees	树种生存压力指数 Species survival pressure index	种群生存压力指数 Population survival pressure index
长白落叶松 <i>Larix olgensis</i>	7.43	15.52	3.340	8.752
长白松 <i>Pinus sylvestris</i> var. <i>sylvestriformis</i>	6.00	12.54	1.770	
紫椴 <i>Tilia amurensis</i>	2.00	4.18	1.208	
臭冷杉 <i>Abies nephrolepis</i>	23.00	48.06	1.057	
蒙古栎 <i>Quercus mongolica</i>	2.71	5.67	0.779	
红松 <i>Pinus koraiensis</i>	1.86	3.88	0.337	
青楷槭 <i>Acer tegmentosum</i>	1.14	2.39	0.129	
色木槭 <i>Acer mono</i>	0.71	1.49	0.058	
花楷槭 <i>Acer ukurunduense</i>	0.29	0.60	0.037	
怀槐 <i>Maackia amurensis</i>	0.29	0.60	0.016	
水榆花楸 <i>Sorbus alnifolia</i>	0.71	1.49	0.015	
鱼鳞云杉 <i>Picea jezoensis</i>	1.14	2.39	0.005	
假色槭 <i>Acer pseudo-sieboldianum</i>	0.14	0.30	0.001	
小叶榆 <i>Ulmus parvifolia</i>	0.14	0.30	0.000	
杜松 <i>Juniperus rigida</i>	0.29	0.60	0.000	
汇总	47.86	100.00	8.752	

表中数据根据 7 株长白松样木计算求得

2.3.3 白桦群落内长白松生存压力

白桦林群落中,共调查长白松样木 7 株,单株样木竞争木株数为 56.17 株。竞争树种中,白桦、红松和长白松种内个体较多。白桦树种生存压力指数最大,为 6.045(表 5)。长白松种内个体造成的生存压力为 3.312,种内竞争激烈。群落中山杨(*Populus davidiana*)和红松对长白松也造成一定生存压力,其它树种对长白松造成的生存压力有限,树种生存压力指数均较小。白桦林群落内长白松种群生存压力指数为 13.262,生存压力较大。

表 5 白桦群落内长白松生存压力

Table 5 Survival pressure of *Pinus sylvestris* var. *sylvestriformis* in *Betula platyphylla* community

竞争木树种 Competitive tree species	单株样木竞争 木平均株数 Average number of competitive trees for a sample tree	竞争木株数占比 Proportion of the number of competitive trees	树种生存压力指数 Species survival pressure index	种群生存压力指数 Population survival pressure index
白桦 <i>Betula platyphylla</i>	20.17	35.91	6.045	13.262
长白松 <i>Pinus sylvestris</i> var. <i>sylvestriformis</i>	7.00	12.46	3.312	
山杨 <i>Populus davidiana</i>	3.00	5.34	1.292	
红松 <i>Pinus koraiensis</i>	13.17	23.44	1.127	
鱼鳞云杉 <i>Picea jezoensis</i>	6.17	10.98	0.716	
长白落叶松 <i>Larix olgensis</i>	3.17	5.64	0.571	
臭冷杉 <i>Abies nephrolepis</i>	2.50	4.45	0.197	
紫椴 <i>Tilia amurensis</i>	0.17	0.30	0.001	
色木槭 <i>Acer mono</i>	0.83	1.48	0.001	
汇总	56.17	100.00	13.262	

表中数据根据 7 株长白松样木计算求得

2.3.4 白桦-臭冷杉群落内长白松生存压力

白桦-臭冷杉群落中,共调查对象木 14 株,单株样木竞争木株数为 44.43 株。其中,臭冷杉、长白松和长白落叶松个体数较多,分别占竞争木总数的 24.28%、18.49%、15.59%(表 6)。长白落叶松的树种生存压力指数最大,达 8.548,红松、长白松、山杨和白桦的树种生存压力指数均超过 2。种群生存压力指数为 21.532,在长白松分布的 6 种群落类型中,生存压力最大。

表 6 白桦-臭冷杉群落内长白松生存压力

Table 6 Survival pressure of *Pinus sylvestris* var. *Sylvestriformis* in *Betula platyphylla*-*Abies nephrolepis* community

竞争木树种 Competitive tree species	单株样木竞争 木平均株数 Average number of competitive trees for a sample tree	竞争木株数占比 Proportion of the number of competitive trees	树种生存压力指数 Species survival pressure index	种群生存压力指数 Population survival pressure index
长白落叶松 <i>Larix olgensis</i>	6.93	15.59	8.548	21.532
红松 <i>Pinus koraiensis</i>	3.64	8.20	2.740	
长白松 <i>Pinus sylvestris</i> var. <i>sylvestriformis</i>	8.21	18.49	2.726	
山杨 <i>Populus davidiana</i>	2.86	6.43	2.456	
白桦 <i>Betula platyphylla</i>	6.93	15.59	2.266	
臭冷杉 <i>Abies nephrolepis</i>	10.79	24.28	0.742	
色木槭 <i>Acer mono</i>	1.22	2.73	0.739	
蒙古栎 <i>Quercus mongolica</i>	0.64	1.45	0.475	
花楸 <i>Sorbus pohuashanensis</i>	0.71	1.61	0.397	
紫椴 <i>Tilia amurensis</i>	0.29	0.64	0.242	
鱼鳞云杉 <i>Picea jezoensis</i>	0.93	2.09	0.152	
青楷槭 <i>Acer tegmentosum</i>	1.14	2.57	0.041	
汇总	44.43	100.00	21.532	

表中数据根据 14 株长白松样木计算求得

2.3.5 红松-长白松群落内长白松生存压力

红松-长白松林在自然保护区中分布范围较广,相应地选取了较多的样木,总计 26 株。单株样木竞争木株数为 35.17 株。竞争木树种中,红松、臭冷杉、长白松和长白落叶松个体数较多,分别为 7.86、7.83、5.69 和 4.93 株(表 7)。红松和长白落叶松对长白松造成的生存压力较大,树种生存压力指数分别为 4.345 和 4.248。长白松种内竞争也造成一定的生存压力,种内生存压力指数为 1.849。红松群落内长白松种群的生存压力指数为 14.185,生存压力较大。

表 7 红松-长白松群落内长白松生存压力

Table 7 Survival pressure of *Pinus sylvestris* var. *sylvestriformis* in *Pinus koraiensis*-*Pinus sylvestris* var. *sylvestriformis* community

竞争木树种 Competitive tree species	单株样木竞争 木平均株数 Average number of competitive trees for a sample tree	竞争木株数占比 Proportion of the number of competitive trees	树种生存压力指数 Species survival pressure index	种群生存压力指数 Population survival pressure index
红松 <i>Pinus koraiensis</i>	7.86	22.35	4.345	
长白落叶松 <i>Larix olgensis</i>	4.93	14.02	4.248	
臭冷杉 <i>Abies nephrolepis</i>	7.83	22.25	2.153	
长白松 <i>Pinus sylvestris</i> var. <i>sylvestriformis</i>	5.69	16.18	1.849	
鱼鳞云杉 <i>Picea jezoensis</i>	1.86	5.29	0.678	
蒙古栎 <i>Quercus mongolica</i>	0.59	1.67	0.293	
色木槭 <i>Acer mono</i>	1.24	3.24	0.160	
青楷槭 <i>Acer tegmentosum</i>	1.34	3.83	0.158	
白桦 <i>Betula platyphylla</i>	0.83	2.35	0.106	
山杨 <i>Populus davidiana</i>	0.65	1.86	0.049	14.185
枫桦 <i>Betula costata</i>	0.14	0.39	0.043	
水榆花楸 <i>Sorbus alnifolia</i>	0.17	0.49	0.030	
小楷槭 <i>Acer komarovii</i>	0.24	0.69	0.020	
紫椴 <i>Tilia amurensis</i>	0.72	2.06	0.018	
康椴 <i>Tilia mandshurica</i>	0.14	0.39	0.009	
花楸 <i>Sorbus pohuashanensis</i>	0.28	0.78	0.009	
杜松 <i>Juniperus rigida</i>	0.14	0.39	0.007	
假色槭 <i>Acer pseudo-sieboldianum</i>	0.34	0.98	0.006	
柠筋槭 <i>Acer trifloru</i>	0.10	0.29	0.002	
怀槐 <i>Maackia amurensis</i>	0.14	0.39	0.002	
红皮云杉 <i>Picea koraiensis</i>	0.03	0.10	0.000	
汇总 Summary	35.17	100.00	14.185	

表中数据根据 26 株长白松样木计算求得

2.3.6 长白落叶松-鱼鳞云杉群落长白松种群生存压力

长白落叶松-鱼鳞云杉群落内共选取 11 株样木,竞争树种中长白落叶松和鱼鳞云杉占多数。种群的生存压力指数为 7.780,对长白松在群落中的生存压力来自长白落叶松,其树种生存压力指数为 4.532,其次为长白松的种内个体之间的竞争造成的生存压力(表 8)。其它树种对长白松影响较弱。

2.3.7 不同群落中长白松生存压力大小差异

利用 SPSS 统计分析软件多重比较单向方差分析(One-Way ANOVA)比较 6 种群落类型中长白松生存压力大小,结果表明:6 种群落类型中长白松生存压力总体上表现出明显差异($F = 23.003, P < 0.05$,表 9)。白桦-臭冷杉群落中长白松生存压力最大,群落生存压力指数达 21.532,显著高于其他 5 种群落;红松-长白松群落中长白松生存压力($PI = 14.185$)与白桦群落无明显差异,但显著高于臭冷杉-长白松群落、长白落叶松-鱼鳞云杉群落和蒙古栎群落;白桦群落中长白松生存压力($PI = 13.262$)与臭冷杉-长白松群落无明显差异,但显著高

于长白落叶松-鱼鳞云杉群落和蒙古栎群落;臭冷杉-长白松群落、长白落叶松-鱼鳞云杉群落和蒙古栎群落中长白松生存压力相对较小,分别为 8.752、7.780、5.440,没有明显差异(图 1)。

表 8 长白落叶松-鱼鳞云杉群落内长白松生存压力

Table 8 Survival pressure of *Pinus sylvestris* var. *sylvestriformis* in *Larix olgensis*-*Picea jezoensis* community

竞争木树种 Competitive tree species	单株样木竞争 木平均株数 Average number of competitive trees for a sample tree	竞争木株数占比/% Proportion of the number of competitive trees	树种生存压力指数 Species survival pressure index	种群生存压力指数 Population survival pressure index
长白落叶松 <i>Larix olgensis</i>	8.64	26.46	4.532	
长白松 <i>Pinus sylvestris</i> var. <i>sylvestriformis</i>	5.27	16.16	1.759	
鱼鳞云杉 <i>Picea jezoensis</i>	6.91	21.17	0.837	
臭冷杉 <i>Abies nephrolepis</i>	6.18	18.94	0.242	
色木槭 <i>Acer mono</i>	2.45	7.52	0.161	7.780
山杨 <i>Populus davidiana</i>	0.36	1.11	0.099	
白桦 <i>Betula platyphylla</i>	1.45	4.46	0.081	
红松 <i>Pinus koraiensis</i>	1.18	3.62	0.052	
青楷槭 <i>Acer tegmentosum</i>	0.18	0.56	0.017	
汇总 Summary	32.64	100.00	7.780	

表中数据根据 11 株长白松样木计算求得

表 9 多重比较单向方差分析统计表

Table 9 The statistical table of multiple comparative one-way analysis of variance

组别 Type of group	平方和 Sum of squares	自由度 Degree of freedom	均方 Mean square	F 统计值 Statistical value of F	P
组间 Between Groups	1938.770	5	387.754	23.003	0.000
组内 Within Groups	1112.545	66	16.857		
合计 Total	3051.315	71			

2.3.8 生存压力指数与传统邻体干扰模型比较分析

与传统邻干扰模型相比,本文提出的生存压力指数具有如下特点:(1)增加了光竞争因子,能够反映处不同方位的竞争木对目标物种产生生存压力的差异。如从蒙古栎群落中某株长白松个体生存压力指数分析来看(表 10),编号 8 和编号 11 的两株蒙古栎,个体大小(胸径、树高、冠幅等)以及与目标样木距离基本相同,传统竞争指数(选择张岳西^[35]改进的竞争指数)计算结果趋于一致,竞争指数分别为 5.858 和 5.642,但由于所处方位不同,编号 8 处于目标样木的北偏东方向,编号 11 处于目标样木的南偏西方向,由于处于不同方位对光的遮蔽作用不同,采用个体生存压力指数计算编号 11 的生存压力指数为 3.387,而编号 8 的生存压力指数仅为 0.021,存在明显的差异。(2)增加了冠幅和树高因子,更能反映胸径相同的不同竞争树种间生存压力的差异。如编号 11 的蒙古栎和编号 14 的紫椴,两株竞争木个体胸径以及与样木的距离基本相等,传统指数计算

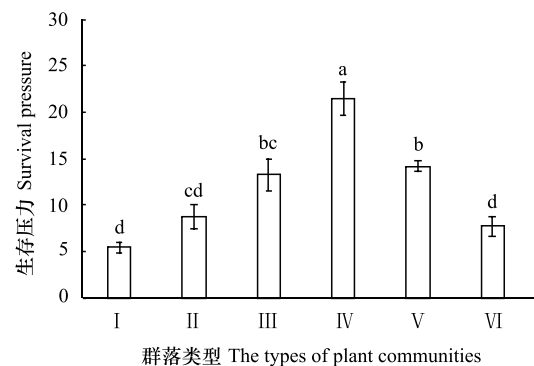


图 1 6 种群落类型中长白松生存压力比较

Fig.1 Comparison of *Pinus sylvestris* var. *Sylvestriformis* survival pressure in six kinds of plant communities

I: 蒙古栎群落 *Quercus mongolica* community; II: 臭冷杉-长白松群落 *Abies nephrolepis*-*Pinus sylvestris* var. *sylvestriformis* community; III: 白桦群落 *Betula platyphylla* community; IV: 白桦-臭冷杉群落 *Betula platyphylla*-*Abies nephrolepis* community; V: 红松-长白松群落 *Pinus koraiensis*-*Pinus sylvestris* var. *sylvestriformis* community; VI: 长白落叶松-鱼鳞云杉群落 *Larix olgensis*-*Picea jezoensis* community; 不同小写字母表示生存压力大小的差异显著性 ($P<0.05$)

竞争指数趋于一致。但由于树种本身生物学属性,胸径相等的蒙古栎冠幅与树高存在差异,采用生存压力指数计算蒙古栎产生的生存压力要明显高于紫椴,即蒙古栎产生的生存压力指数为 3.387,紫椴仅为 1.244 (表 10)。

表 10 蒙古栎群落中某株长白松个体生存压力指数表

Table 10 Survival pressure index of an individual of *Pinus sylvestris* var. *Sylvestriformis* in *Quercus mongolica* community

编号 Serial number	树种 Tress species	胸径 DBH/m	树高 Tree height/m	冠幅 <i>a</i> Crown <i>a</i> /m	冠幅 <i>b</i> Crown <i>b</i> /m	坐标 <i>x</i> Coordinate (<i>x</i>)/m	坐标 <i>y</i> Coordinate (<i>y</i>)/m	距离 Distance/m	方位 (sin <i>x</i>) Orientation	个体生存 压力指数 Individual survival pressure index	传统邻体 干扰指数 Traditional neighbor interference index
1	白桦	26.4	20	4	4	1.5	19.4	5.749	0.765	1.198	2.682
2	长白松	45.8	21	3	4	4.5	17	2.119	0.944	0.655	21.901
3	蒙古栎	28.8	16	2.5	3.2	1.5	12	4.763	-0.630	0.132	3.852
4	红松	41.5	21	5	6	5	6	9.002	-1.000	0.000	4.233
5	紫椴	47.8	15	6	5	1	4.5	11.309	-0.928	0.020	4.470
6	红松	42.9	20	6	5	1.8	2.4	13.051	-0.965	0.025	3.120
7	白桦	16.8	15	3	3.2	10.8	2.5	13.697	-0.913	0.002	0.456
8	蒙古栎	36.5	19	6	5	4.3	9.8	5.277	-0.985	0.021	5.585
9	怀槐	7.5	6.5	3	4	9.8	15	4.600	0.000	0.040	0.271
10	色木槭	11.2	9	4	5	12	16	6.873	0.145	0.073	0.404
11	蒙古栎	37	20	6	6	8	19.6	5.385	0.854	3.387	5.624
12	色木槭	9.8	10	3	2	14	15.9	8.846	0.102	0.019	0.240
13	色木槭	13.6	14	5	4	14	15.6	8.820	0.068	0.274	0.464
14	紫椴	35.8	18	4	3.5	8.6	19.2	5.404	0.777	1.244	5.247
15	长白松	71	24	4.3	4.8	17	11	12.460	-0.321	0.321	8.951
16	白桦	23.8	18	3	4	15	10.2	10.912	-0.440	0.118	1.148

DBH: 胸径 Diameter at breast height

3 讨论

不同群落类型中长白松承受的群落生存压力的大小,与长白松种群所处群落演替阶段及其种群年龄结构组成有关。卜军等^[45]研究发现,长白松的光补偿点远高于红松、落叶松和鱼鳞云杉,饱和点高于落叶松和鱼鳞云杉,表明长白松是一种强阳性树种。天然长白松林的形成,是由于原有的森林植被受外界人为或自然灾害的强烈干扰后发生的,原有的森林植被组合由于不适应变化了的环境,被适应这一环境的长白松等强喜光性的先锋树种所取代的结果。长白松分布的白桦群落是火灾后白桦、山杨等阳性树种侵入定居与原有的长白松母树所形成的先锋群落类型,群落处于演替的前期阶段,郁闭度普遍不高,仅为 0.6,群落重建的过程中,与长白松竞争的白桦等阳性树种个体数较多。Wang 等^[46]研究表明,树木的大小对其竞争强弱有着较大的影响,竞争强度大小与对象木胸径服从幂函数关系,随着对象木胸径的增加,其所受其他个体的生存压力逐渐减弱。张建亮等 2014 年^[44]对长白松种群结构进行了专门研究,白桦林群落中长白松种群呈现出小龄级个体多,大龄级个体缺乏的组成格局。由于群落中长白松个体普遍较小,因此对其他树种对长白松产生的生存压力较大。

白桦-臭冷杉群落是群落演替的中前期阶段,长白松种群表现为小、中、大龄级个体同时存在,中龄级个体占优势的相对稳定的年龄结构^[44]。由于竞争木数量较多,竞争树种多为群落中原有的长白落叶松和红松,个体往往较大,对长白松产生较大生存压力。同时由于群落处于中前期的演替阶段,白桦、山杨等阳性树种个体数较多,对长白松中小龄级个体竞争作用较强。红松-长白松群落属于红松阔叶林类型,群落郁闭度较大,在

0.85 以上,群落中长白松种群生存压力主要来自成年个体红松和长白落叶松,红松和长白落叶松个体产生的生存压力占群落生存压力的 61%,长白松生存压力也相对较大。臭冷杉-长白松林为群落演替的中后期阶段,长白落叶松-鱼鳞云杉群落为隐域性植被类型,两种群落中长白松种群均表现为小中龄级个体缺乏,主要为成年个体^[44],种群承受的生存压力相对较弱。蒙古栎林群落海拔较低,群落中针叶林仅为长白松,由于郁闭度高,达 0.9,林下未有长白松更新,群落进一步发展将会形成以蒙古栎、紫椴、色木槭为主的阔叶林。由于群落中没有长白松个体更新,群落中长白松一般为成年个体,树高较高,冠幅较大,其他树种对群落中现有长白松产生生存压力相对较小。

种群生存压力是导致长白松成年个体死亡的主要原因。据实地调查,在白桦-臭冷杉群落和红松-长白松群落中有出现长白松个体死亡现象,如在红松-长白松群落样方调查中记录到 2 株死亡个体(DBH 分别为 36cm 和 25.7cm)。2 种群落中长白落叶松对长白松的生存压力极其强烈,长白落叶松树种生存压力分别达到 8.548 和 4.248。在红松-长白松群落中红松的对长白松的生存压力也较强,树种生存压力指数达 4.345。另外,这 2 种群落类型分布海拔有一定重叠,多集中在海拔 1000m 区域,群落的土壤类型为山地暗棕壤与山地棕色针叶林土的过渡带,土层较薄,结构疏松,长白松成年个体根系较浅,由于种间竞争的劣势而使得个体根系的附着力下降,加之群落中较大风速的影响而常常倒伏死亡。

长白山自然保护区采取了严防死守保护管理方式,不允许任何形式的人为干预长白松种群。然而,这种严格保护和管理并不完全有利于长白松种群的稳定发展。保护区管理者应根据长白松种群所处的群落生境特点、种群结构特征以及种群在群落中的生存压力大小,采取相应的抚育管理措施。针对长白松分布的 6 种植物群落类型,建议白桦-臭冷杉、红松-长白松群落中长白松成年个体承受生存压力大,需适度对主林层中的长白落叶松和红松进行择伐和修整,降低对长白松成年个体的竞争影响。同时考虑到这两个群落中均出现一定数量的幼苗^[44],说明一定程度上种子能够顺利入土并萌发,但是幼树和小树的严重缺乏表明林内相对高郁闭的环境对幼树和小树的生长不利,可以通过择伐次林层中的青楷、花楸、小叶榆等阔叶树来降低群落的遮蔽程度。白桦林群落中由于长白松幼龄个体较多,种群生存压力也较大,需加强对幼龄个体的抚育,可择伐主林层中的白桦及山杨等树种,降低群落郁闭度。对于臭冷杉-长白松林、长白落叶松-鱼鳞云杉林和蒙古栎林等群落,长白松个体往往占据主林层,其他树种对成年个体产生的生存压力相对较小,无需对主林层成年个体进行干扰性抚育。但考虑到这 3 种群落中幼苗缺乏原因,应适当降低灌木层盖度,对地表较密的草本层和覆盖较大的苔藓层进行适度的清理和扰动,促使长白松种子顺利落入土壤,促使长白松的幼苗团块状更新。

以往邻体干扰模型由于仅考虑了在一定距离范围内具有竞争效应植株(竞争木)与研究对象植株(对象木)胸径的相对大小,忽略了竞争木的其它测树因子,如高度、冠幅等。这是因为群落内植物个体之间的竞争除与胸径有关外,还与物种个体的相对高度与冠幅大小密切相关。高度与冠幅的大小,决定了植物个体对生存环境和空间资源的争夺,尤其是对光资源争夺。个体高度越高,冠幅越大对光资源的竞争力越强,空间占据力也越大,对其他物种个体的影响程度也就越大。胸径相等的不同的物种间个体的高度和冠幅大小往往存在很大差异,对目标物种的竞争效应也就不同。再者,树冠大小相同处在不同方位的植株个体对目标物种的遮蔽作用也存在明显差异。以上都是目前现有邻体干扰竞争模型无法解决的问题。因此,本文引入树高、冠幅及方位等因素,提出的一种生存压力模型,能够更客观、真实、定量反映珍稀濒危树种个体及种群在群落中的生存状况,从而为珍稀濒危树种个体及种群在群落中的生存状况分析提供一种理论模型。当然,植物竞争是一个十分复杂的过程,相邻植物个体之间不但对地上光、热资源竞争,同时也对地下水分、矿质营养进行争夺,由于天然植物群落中测度地下部分竞争作用存在一定难度,本文提出的模型仅能间接反映地下因子竞争影响,珍稀濒危植物地下部分的竞争效应尚需深入探讨。

参考文献(References):

- [1] 国务院办公厅. 国家林业局 农业部令(第 4 号): 国家重点保护野生植物名录(第一批). (1999-09-09). http://www.gov.cn/gongbao/content/2000/content_60072.htm.

- [2] 汪松, 解炎. 中国物种红色名录. 北京: 高等教育出版社, 2004.
- [3] 李英洙, 金永焕, 刘继生, 金春德, 牟强. 长白松研究概论. 延边农学院学报, 1993, 15(1): 45-48, 51-51.
- [4] 金志明, 金小红, 金培林. 探讨长白松的起源问题. 吉林林业科技, 1998, 27(5): 27-29.
- [5] 程家友, 曹万举, 杨柳. 长白松野生种群株间种实性状多样性的研究. 吉林林业科技, 2013, 42(1): 1-5.
- [6] 满文慧, 崔雅君, 李国林. 天然长白松干形的研究. 吉林林业科技, 2006, 35(6): 21-25.
- [7] 满文慧. 天然长白松生物量的研究. 森林工程, 2008, 24(3): 10-12, 25-25.
- [8] 周玉梅, 韩士杰, 辛丽花. CO₂浓度升高对红松和长白松土壤呼吸作用的影响. 应用生态学报, 2006, 17(9): 1757-1760.
- [9] 周玉梅, 韩士杰, 张海森, 辛丽花, 郑俊强. 红松和长白松针叶暗呼吸对连续4个生长季高浓度CO₂处理的响应. 中国科学 D 辑 地球科学, 2006, 36(12): 1148-1153.
- [10] Zhou Y M, Han S J, Liu Y, Jia X. Stomatal response of *Pinus sylvestris* to elevated CO₂ concentrations during the four years of exposure. Journal of Forestry Research, 2005, 16(1): 15-18.
- [11] 刘颖, 韩士杰, 胡艳玲, 戴冠华. 土壤温度和湿度对长白松林土壤呼吸速率的影响. 应用生态学报, 2005, 16(9): 1581-1585.
- [12] 孙波, 薛世清, 牟强, 周翠福, 王广发, 苏波, 王秀荣, 赵俊昌, 邵宝君, 唐景义, 于子亮, 吴福涛. 长白松造林技术研究初报. 吉林林业科技, 1997, 26(3): 15-16.
- [13] 刘征, 倪柏春, 范瑞红, 张巍. 长白松引种研究. 林业勘查设计, 2007, 35(1): 32-34.
- [14] 杨金龙, 范宗泉, 王立刚, 高野. 长白松引种育苗及造林技术. 防护林科技, 2007, 25(3): 130-131.
- [15] 于健, 陈佳佳, 孟盛旺, 周华, 周光, 高露双, 王永平, 刘琪璟. 长白山群落交错带长白松和鱼鳞云杉径向生长对气候变暖的响应. 应用生态学报, 2021, 32(1): 46-56.
- [16] 唐杨, 童跃伟, 韩艳刚, 周旺明, 周莉, 代力民, 于大炮. 邻域竞争对长白山阔叶红松林关键树种生长的影响. 应用生态学报, 2019, 30(5): 1479-1486.
- [17] Weiner J. Asymmetric competition in plant populations. Trends in Ecology & Evolution, 1990, 5(11): 360-364.
- [18] Yokozawa M, Kubota Y, Hara T. Effects of competition mode on spatial pattern dynamics in plant communities. Ecological Modelling, 1998, 106(1): 1-16.
- [19] Grime J P. Plant Strategies and Vegetation Processes. Chichester: John Wiley & Sons, 1979: 120-154.
- [20] Connell J H. On the prevalence and relative importance of interspecific competition; evidence from field experiments. The American Naturalist, 1983, 122(5): 661-696.
- [21] 邹春静, 徐文铎. 沙地云杉种内、种间竞争的研究. 植物生态学报, 1998, 22(3): 269-274.
- [22] Holmes W. Grass: Its Production and Utilization. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1980.
- [23] Howard T G. The relationship of total and per-gram rankings in competitive effect to the natural abundance of herbaceous perennials. Journal of Ecology, 2001, 89(1): 110-117.
- [24] 韩路, 王海珍, 周正立, 李志军. 塔里木荒漠优势植物——胡杨种内、种间竞争研究. 西北植物学报, 2006, 26(12): 2547-2552.
- [25] Biging G S, Dobbertin M. Evaluation of competition indices in individual tree growth models. Forest Science, 1995, 41(2): 360-377.
- [26] 孜来比·买木提名, 杨华, 赵广亮, 王玲. 单木竞争指标的研究进展. 西北林学院学报, 2012, 27(6): 152-158.
- [27] 喻泓, 杨晓晖, 慈龙骏. 内蒙古呼伦贝尔沙地不同樟子松林竞争强度的比较. 应用生态学报, 2009, 20(2): 250-255.
- [28] Hegyi F. A simulation model for managing jack-pine stands//Fries J, ed. Growth Models for Tree and Stand Simulation. Stockholm: Royal College of Forestry, 1974: 74-80.
- [29] 刘彤, 李云灵, 周志强, 胡海清. 天然东北红豆杉(*Taxus cuspidata*)种内和种间竞争. 生态学报, 2007, 27(3): 924-929.
- [30] 康华靖, 陈子林, 刘鹏, 张志祥, 周钰鸿. 大盘山香果树(*Emmenopterys henryi*)种内及其与常见伴生种之间的竞争关系. 生态学报, 2008, 28(7): 3456-3463.
- [31] 邹春静, 王庆礼, 韩士杰. 长白山暗针叶林建群种竞争关系的研究. 应用与环境生物学报, 2001, 7(2): 101-105.
- [32] 潘磊磊, Semyung K, 刘艳书, 张晓, 杨晓晖, 山丹, 朱媛君, 时忠杰. 沙地樟子松天然林南缘分布区林木竞争、空间格局及其更新特征. 生态学报, 2019, 39(10): 3687-3699.
- [33] 刘韶辉, 项文化, 赵丽娟, 田大伦. 湖南会同次生阔叶林优势树种的种内种间竞争研究. 中南林业科技大学学报, 2010, 30(9): 10-15.
- [34] 杜秀芳, 汤孟平, 潘建勇, 沈钱勇, 杨帆. 临安不同森林类型竞争指数比较研究. 生态学报, 2020, 40(12): 2064-2072.
- [35] 张岳西. 邻体干扰模型的改进及其在森林中的应用. 植物生态学与地植物学学报, 1993, 17(4): 352-357.
- [36] 张建亮, 刘方正, 崔国发. 长白山国家级自然保护区植被时空变化及其驱动因子. 生态学报, 2016, 36(12): 3525-3536.
- [37] 张金屯. 数量生态学(第三版). 北京: 科学出版社, 2018.
- [38] Weiner J. Neighbourhood interference amongst *Pinus rigida* individuals. Journal of Ecology, 1984, 72(1): 183-195.
- [39] 张大勇, 赵松岭, 张鹏云, 陈庆诚. 青杆林恢复演替过程中的邻体竞争效应及邻体干扰指数的改进模型. 生态学报, 1989, 9(1): 53-58.
- [40] 刘万生, 李想, 陈福元, 祝梦婷, 穆立嵩. 蒙古栎林种内和种间竞争研究. 植物研究, 2020, 40(4): 552-558.
- [41] 杜峰, 梁宗锁, 胡莉娟. 植物竞争研究综述. 生态学杂志, 2004, 23(4): 157-163.
- [42] 项小燕, 吴甘霖, 段仁燕, 闫玉梅, 张小平. 大别山五针松种内和种间竞争强度. 生态学报, 2015, 35(2): 389-395.
- [43] 王晓霞, 张钦弟, 毕润成, 白玉芳. 山西稀有濒危植物脱皮榆种内和种间竞争. 生态学杂志, 2013, 32(7): 1756-1761.
- [44] 张建亮, 崔国发, 黄祥童, 郭子良, 周海城. 国家一级保护植物长白松种群结构与动态预测. 北京林业大学学报, 2014, 36(3): 26-33.
- [45] 卜军, 邹春静, 徐文铎. 长白松生长发育与生态条件关系的研究. 沈阳师范学院学报: 自然科学版, 1995, 13(3): 47-51.
- [46] Wang X T, Liang C Z, Wang W. Balance between facilitation and competition determines spatial patterns in a plant population. Chinese Science Bulletin, 2014, 59(13): 1405-1415.