DOI: 10.20103/j.stxb.202503110541

魏如萧,郭会杰,黄磊,林存学,周亚静,沈海龙.相邻木竞争强度对中幼龄红松生长和生理特征的影响.生态学报,2025,45(23): - .

Wei R X,Guo H J,Huang L,Lin C X,Zhou Y J,Shen H L.Effects of neighborhood competition intensity on growth and physiological characteristics of young and middle-aged *Pinus koraiensis* trees.Acta Ecologica Sinica,2025,45(23): - .

相邻木竞争强度对中幼龄红松生长和生理特征的影响

魏如萧[1,2,3],郭会杰[1,2,3],黄 磊[1,2,3],林存学[1,2,3],周亚静[1,2,3],沈海龙[1,2,3,4,*]

1 东北林业大学林学院,哈尔滨 150040

2 森林生态系统可持续经营教育部重点实验室,哈尔滨 150040

3 国家林业和草原局红松工程技术研究中心,哈尔滨 150040

4 红松产业国家创新联盟,哈尔滨 150040

摘要:竞争作为影响红松(*Pinus koraiensis*)生长发育的重要因素而得到关注,但林冠下中幼龄红松对竞争的响应机制尚缺乏深入研究。本研究以东北林业大学帽儿山实验林场红松阔叶树人天混交林林冠下 15 年生(幼龄)、30 年生(幼龄)和 45 年生(中龄)红松为研究对象,使用 Hegyi 竞争指数(HCI)量化红松所受相邻木竞争强度,将竞争强度分为 5 个等级(HCI 分别为 0—5,5—10,10—15,15—20,20—25),分析中幼龄红松在不同相邻木竞争强度下的直径、树高生长和生理特征,结合相关性分析探究中幼龄红松适应竞争压力的生态学机制。研究结果表明:(1)相邻木竞争强度对中幼龄红松的直径和树高生长有显著的负效应,这种抑制效应随着树龄的增加愈发显著。(2)相邻木竞争强度与中幼龄红松的直径和树高之间均呈幂函数关系。(3)中幼龄红松针叶的非结构性碳水化合物(NSC)和全氮(TN)含量随着竞争强度增加表现出先升高后下降的趋势,15 年生红松针叶的 NSC 和 TN 含量在竞争强度等级为 3(竞争强度 10—15)时达到峰值,而 30 和 45 年生红松在竞争强度等级为 2(竞争强度 5—10)时达到峰值;针叶的 NSC 与 TN 含量呈显著正相关;细根的淀粉和全碳含量相对稳定。(4)15 年生红松顶芽的赤霉素(GA)含量相对稳定,而 30 和 45 年生红松顶芽的 GA 含量随着竞争强度增加逐渐下降;顶芽的吲哚乙酸(IAA)含量与直径和树高呈显著正相关。(5)不同树龄红松耐受相邻木竞争强度范围存在差异,15 年生红松可以耐受的竞争强度等级为 1—3(竞争强度 0—15),而 30 和 45 年生红松收窄为 1—2 级(竞争强度 0—10)。综上,为保障林冠下红松林木正常生长发育,15 年生红松所受的竞争强度应不超过 Hegyi 竞争指数 15,而 30 和 45 年生红松所受的竞争强度不超过 Hegyi 竞争指数 10。

关键词:红松;相邻木竞争;生长;生理特征

Effects of neighborhood competition intensity on growth and physiological characteristics of young and middle-aged *Pinus koraiensis* trees

WEI Ruxiao[1,2,3],GUO Huijie[1,2,3],HUANG Lei[1,2,3],LIN Cunxue[1,2,3],ZHOU Yajing[1,2,3],SHEN Hailong[1,2,3,4,*]

1 *College of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin* 150040, *China*

2 *Key Laboratory of the Ministry of Education on Sustainable Forest Ecosystem Management, Harbin* 150040, *China*

3 *Korean Pine Engineering Technology Research Center of State Forestry and Grassland Administration, Harbin* 150040, *China*

4 *State Innovation Alliance of Korean Pine Industry, Harbin* 150040, *China*

Abstract: Competition was recognized as an important factor influencing the growth and development of Korean pine (*Pinus koraiensis*) trees, but the response mechanisms of young and middle-aged *P. koraiensis* under the canopy to competition remained poorly understood. This study focused on 15-year-old (young), 30-year-old (young), and 45-year-old (mid-aged) *P. koraiensis* trees in a mixed broadleaf-Korean pine forest at Maoershan Experimental Forest Farm of Northeast

基金项目:国家自然科学基金面上项目(31972950);"十四五"国家重点研发计划项目课题(2022YFD2201002)

收稿日期:2025-03-11; **网络出版日期**:2025-00-00

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: shenhl-cf@ nefu.edu.cn

Forestry University, which is located in Shangzhi City, Heilongjiang Province, China. The Hegyi Competition Index (HCI) was used to quantify neighboring tree competition intensity, which was classified into five levels (HCI ranges: 0—5, 5—10, 10—15, 15—20 and 20—25). We analyzed the diameter and height growth, and physiological characteristics of young-to-mid-aged *P. koraiensis* trees under these competition intensities and explored their ecological adaptation mechanisms through correlation analysis. The results showed that (1) Neighborhood competition had a significant negative effect on the diameter and height growth of young and middle-aged *P. koraiensis* trees, and this inhibitory effect became more pronounced with increasing tree age. (2) Neighborhood competition intensity followed a power function relationship with both the diameter and height growth of young and middle-aged *P. koraiensis* trees. (3) The non-structural carbohydrates (NSC) and total nitrogen (TN) content in needles of the young and middle-aged *P. koraiensis* trees showed a trend of first increase and then decrease with increasing competition intensity. The NSC and TN content in needles of the 15-year-old *P. koraiensis* trees peaked at competition intensity level 3 (HCI 10—15), while those of the 30- and 45-year-old trees peaked at level 2 (HCI 5—10). The NSC content in needles was significantly positive correlated with TN content. The starch and total carbon content in fine roots remained relatively stable across competition intensities. (4) The gibberellin (GA) content in apical buds of the 15-year-old *P. koraiensis* trees was relatively stable, while that of the 30- and 45-year-old *P. koraiensis* trees gradually decreased with increasing competition intensity. The auxin (IAA) content in apical buds was significantly positive correlated with diameter and height growth. (5) The tolerance ranges of *P. koraiensis* for neighborhood competition intensity differed among age classes: 15-year-old trees tolerated intensity levels 1—3 (HCI 0—15), whereas 30- and 45-year-old trees tolerated only levels 1—2 (HCI 0—10). In conclusion, to ensure the normal growth and development of *P. koraiensis* trees under the canopy, the study determined that competition intensity for 15-year-old trees should not exceed 15 (HCI), while for 30- and 45-year-old trees, it should not exceed 10 (HCI).

Key Words: *Pinus koraiensis*; neighborhood competition; growth; physiological characteristics

竞争广泛存在于自然界,其实质是生物对有限资源争夺而产生的相互作用现象[1]。在森林中,树木之间对光照、水分等资源的竞争,导致树木自身在生长发育、生理特征等方面产生不同的响应[2—5]。现有研究表明,竞争对树木生长的影响存在物种特异性,红皮云杉(*Picea koraiensis*)、紫椴(*Tilia amurensis*)和糠椴(*T. mandshurica*)的胸径生长量在竞争压力下呈下降趋势[5],而竞争对黑云杉(*Picea mariana*)胸径和树高的生长有促进作用[6]。此外,同种树木不同发育阶段对竞争胁迫的响应亦存在差异性。例如,竞争显著抑制中幼龄樟子松(*Pinus sylvestris* var. *mongolica*)的径向生长[7],而对成熟龄樟子松的生长具有促进作用[8]。由此可见,竞争对树木生长的影响尚无统一定论,有必要在竞争环境下开展更多树种和树龄的树木生长状况研究。

非结构性碳水化合物(NSC)是植物生长的重要能量来源,主要包括可溶性糖和淀粉,其含量与植物的生长发育密切相关[3,9]。碳(C)、氮(N)、磷(P)是树木生长发育所需的核心元素[4]。竞争是影响树木的 N、P 含量、C 分配生理过程及内源激素含量的重要生物因素[10],树木在一定范围内可以通过调整自身生理特征适应环境胁迫。例如,樟子松通过增加 NSC 在枝和叶的分配比例以促进枝叶形态建成来适应高密度下的竞争环境[3],长白落叶松(*Larix olgensis*)通过增加茎的淀粉浓度以储存更多的碳素来应对长期的竞争压力[10]。从生理生态学视角,根据 NSC 含量可以判定树木生长是否受到碳供给限制,稳定、较高的 NSC 浓度表明光合作用同化的碳素能够满足生长需求[11]。树木的生长状况还可通过其体内的元素含量来反映,N、P 与植物的光合作用密切相关,生长状态良好的树木通常具有较高的全氮、全磷等大量元素含量[12]。因此,探究不同竞争强度下树木的生理特征,不仅有助于揭示其在竞争环境中的生长适应策略,还对了解和指示树木生长状况具有重要意义。

红松(*Pinus koraiensis*)是我国东北地区珍贵的乡土树种,有着极高的经济价值和生态价值[13]。东北温带林区地带性顶极群落是以红松为建群种的阔叶红松林,其中红松的伴生阔叶树种主要有水曲柳(*Fraxinus*

mandshurica)、胡桃楸(*Juglans mandshurica*)、黄波罗(*Phellodendron amurense*)、紫椴、糠椴、蒙古栎(*Quercus mongolica*)、枫桦(*Betula costata*)、榆树(*Ulmus spp.*)、槭树(*Acer spp.*)、山杨(*Populus davidiana*)、白桦(*Betula platyphylla*)等,伴生针叶树种主要有红皮云杉和鱼鳞云杉(*P. jezoensis*)、沙冷杉(*Abies holophylla*)和臭冷杉(*A. nephrolepis*)。受长期干扰影响,原始顶极群落已退化为仅存少量红松或完全由伴生树种组成的次生林[14—16]。为恢复次生林为近顶极红松阔叶混交林以提升其生态功能,通过"栽针保阔"途径在次生林内人工引进红松,构建了大量由人工栽植红松和天然阔叶树组成的混交林[15]。然而,林冠下人工栽植的红松受其周边相邻木竞争的影响,生长缓慢,制约了生态功能的提升。针对红松与周围树木竞争的机制、特别是林冠下人工栽植的中幼龄红松对周边相邻木竞争的响应策略,研究相对有限[16];对不同发育阶段的红松响应竞争的规律尚缺乏充分探讨。此外,当前有关红松响应竞争的研究大多集中在林分整体水平,对红松单木的评判相对较少,对红松直径和树高生长的探讨较多,对红松生理特征的研究相对较少[2,5,13,17—19]。

量化竞争强度的指标主要有与距离相关和与距离无关的竞争指数,其中 Hegyi 竞争指数整合树木间的距离和胸径关系,强调邻接木对目标木的竞争影响,能准确地反映实际竞争关系,模拟效果最好,而成为应用最广泛的量化竞争指标[7,16,20],并且在成熟阶段红松与周边树木竞争效应研究中表现出良好的应用效果[16,20]。

因此,本研究以阔叶红松林林冠下 15 年生(幼龄)、30 年生(幼龄)和 45 年生(中龄)红松为研究对象,使用 Hegyi 竞争指数量化红松受到的竞争强度,探究周边树木竞争强度对中幼龄红松生长和生理特征的影响。以进一步解析中幼龄红松个体响应周边林木竞争的生态学机制,为"栽针保阔"建立的阔叶红松混交林的高效培育提供科学依据。

1　研究方法

1.1　研究地区概况

研究区位于黑龙江省尚志市帽儿山镇的东北林业大学帽儿山实验林场(45°14′—45°29′N,127°29′—127°44′E),该区为长白山系张广才岭西坡小岭余脉[21],属于温带湿润地区,具有显著的大陆性季风气候特征,年平均气温 2.8℃左右,年降水量为 723 mm 左右。该地区的植被为长白植物区系,是典型的东北东部天然次生林区,地带性顶极群落为阔叶红松林。由于长期以来的大规模破坏,形成了目前以水曲柳、白桦、蒙古栎、胡桃楸等为主要组成树种的天然次生林与红松、落叶松、樟子松等树种的人工林镶嵌分布的森林景观。

1.2　样地设置与调查

在通过"栽针保阔"途径建立的红松阔叶树人天混交林中选择林下有 15 年生(幼龄)、30 年生(幼龄)和 45 年生(中龄)红松的林分设置样地。为减少试验误差,在相似的立地条件下分别设置 4 块 20 m×20 m (400 m^2)的样地,共计 12 块。在样地内进行每木检尺,记录树木直径(30 和 45 年生红松测量胸径,15 年生红松测量地径)和树高等信息,使用皮尺记录 5 m 范围内每一株邻接木与红松之间的距离。样地信息如表 1 所示。

表 1　红松阔叶林样地信息

Table 1　Information of Korean pine-broadleaved forest plot

红松年龄 Ages of *Pinus koraiensis*/years	样地数 Plots	林分密度 Stand density/(株/hm^2)	林分平均直径 Stand mean diameter/cm	土壤全碳 Soil total carbon/(g/kg)	土壤全氮 Soil total nitrogen/(g/kg)	土壤 pH Soil pH
15	4	2281±1273	9.05±1.41	48.43±2.85	4.72±0.54	5.10±0.08
30	4	1725±256	10.01±0.45	51.17±4.75	4.95±0.49	5.02±0.02
45	4	2656±606	10.43±1.04	54.93±2.21	5.21±0.14	5.03±0.05

1.3　竞争强度计算

本试验采用与距离有关的 Hegyi 竞争指数量化树木所受竞争强度。根据现场调查并结合前人研究经

验[13],5 m 半径能有效涵盖中幼龄红松的主要竞争者,故本研究选择 5 m 作为竞争半径。其计算公式为:

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

式中,CI_i代表竞争指数,D_j和 D_i分别表示竞争木 j 和目标红松 i 的胸径,L_{ij}表示目标木 i 和竞争木 j 之间的距离,n 为目标木 5 m 范围内竞争木的株数。由于 15 年生红松树高有小于 1.3 m 的现象,因此在 Hegyi 竞争指数中用地径代替胸径[1]。在样地调查时,出现边缘木的竞争木位于样地之外的问题,采用距离缓冲法[20]进行边缘校正,将样地四条边 5 m 水平距离的范围作为缓冲区,测量缓冲区内竞争木胸径及其与林下红松的距离。

1.4 样木选取与样品采集

根据计算出的 Hegyi 竞争指数发现,当竞争强度大于 25 时只有少量 30 和 45 年生红松分布,难以满足样本量且不具备代表性,故将样地内 3 种树龄红松所受到的竞争强度分为 5 个等级(分别为 0—5,5—10,10—15,15—20,20—25)[16]。分别在 3 种树龄中的每个竞争强度等级下选取 3 株竞争强度和长势均相近的红松作为重复,共计 45 株。在生长旺盛期(7 月)选择目标红松中间冠层位置南北两个方向的轮生枝条,采集枝条上的顶芽和一年生针叶。沿目标红松基部根系伸展方向,采集 0—20 cm 土层中完整的根段,用去离子水冲洗掉根系附着的土壤颗粒,获取直径小于 2 mm 的细根。顶芽用于内源激素测定,一年生针叶和细根经杀青、烘干、过 100 目筛,用于其他生理指标的测定。

1.5 测定指标及方法

使用蒽酮比色法测定可溶性糖和淀粉含量[22];使用酶联免疫法测定赤霉素(GA)和吲哚乙酸(IAA)含量[16];使用元素分析仪测定全碳(TC)、全氮(TN)含量;经硫酸-高氯酸法消煮后,使用全自动连续流动分析仪测定全磷(TP)含量[23]。

1.6 数据处理

使用 Excel 2019 和 SPSS 21.0 软件对数据进行统计分析。使用单因素(One-way ANOVA)和 Duncan 法进行方差分析和多重比较($\alpha=0.05$)。方差不齐时使用 Welch 方差分析和 Games-Howell 法进行事后比较($\alpha=0.05$)。采用 Pearson 法对竞争强度、红松生理和生长指标之间进行相关分析。使用 Origin 12.0 软件作图。图表中数据为平均值±标准差。

2 结果与分析

2.1 相邻木竞争强度对中幼龄红松生长的影响

竞争强度对中幼龄红松的直径生长和树高生长均有显著负效应($P<0.05$)。随着竞争强度增加,中幼龄红松的直径和树高均呈现逐渐下降的趋势;竞争强度对红松生长的抑制效应随着树龄增加而加剧,从竞争强度等级 1 到 5 级,30 和 45 年生红松胸径分别下降了 40.9%和 47.5%,15、30 和 45 年生红松树高分别下降了 36.9%、49.5%和 51.4%(图 1)。15 年生红松可以在更高水平的竞争强度下存活,当竞争强度大于 25 时,15 年生红松的个体数量依然保持相对丰富,而 30 和 45 年生红松仅有少量个体存活。此外,对竞争强度与中幼龄红松生长指标分别进行曲线拟合,发现幂函数较优(图 2)。

2.2 相邻木竞争强度对中幼龄红松 NSC 含量的影响

15 年生红松针叶的可溶性糖和非结构性碳水化合物(NSC)含量随着竞争强度的增加均呈先上升后下降的趋势,在竞争强度等级为 3 时含量最高。在竞争强度等级为 1—3 时,15 年生红松针叶的 NSC 平均含量比 4—5 级竞争强度下高出 3.0%。30 年生红松的可溶性糖和 NSC 含量、45 年生红松针叶的淀粉和 NSC 含量随着竞争强度的增加均呈现先上升后下降的趋势,在竞争强度等级为 2 时含量最高。在竞争强度等级为 1—2 时,30 年生红松针叶与细根的 NSC 平均含量分别比 3—5 级竞争强度下高出 16.1%和 9.0%、45 年生红松针叶的淀粉与 NSC 平均含量分别比 3—5 级竞争强度下高出 15.4%和 17.2%。30 和 45 年生红松针叶的可溶性糖、淀粉和 NSC 含量的变化趋势基本一致,中幼龄红松细根的淀粉含量在不同竞争强度等级之间均无显著性差异(图 3)。

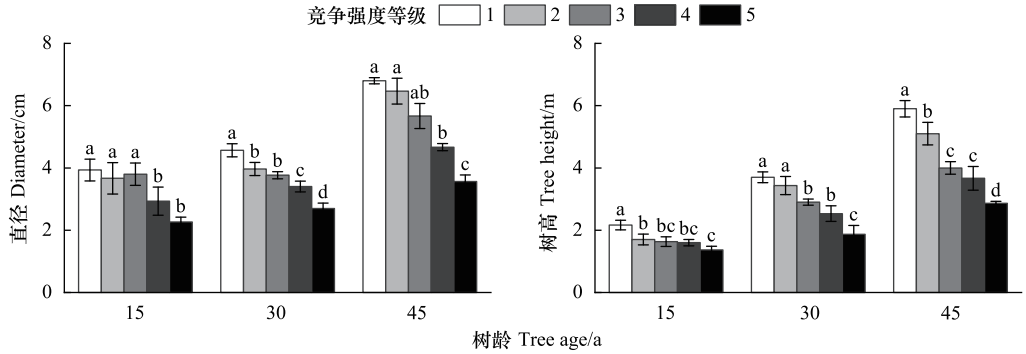

图 1　不同竞争强度下中幼龄红松直径和树高生长状况

Fig.1　Growth of diameter and height of young- and middle-aged *Pinus koraiensis* trees under different competition intensities

竞争强度等级 1:竞争强度 0—5;2:竞争强度 5—10;3:竞争强度 10—15;4:竞争强度 15—20;5:竞争强度 20—25;15 年生红松所示直径为地径值,30 和 45 年生红松直径为胸径值;不同字母表示相同树龄下不同竞争强度等级间差异显著(P<0.05)

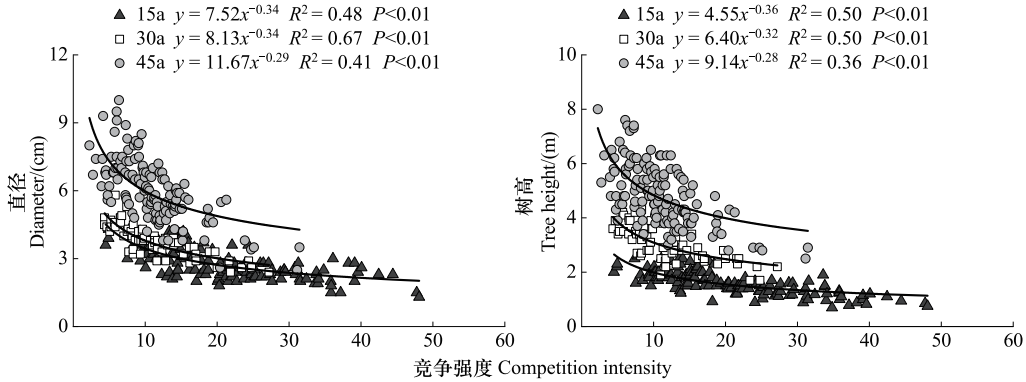

图 2　竞争强度与中幼龄红松树干直径和树高的关系拟合

Fig.2　Fitted relationships of competition intensity with trunk diameter and tree height in young and middle-aged *Pinus koraiensis* trees

15 年生红松所示直径为地径测量值,30 和 45 年生红松直径为胸径测量值

2.3　相邻木竞争强度对中幼龄红松 C、N、P 含量的影响

15 年生红松针叶 TN 含量随着竞争强度增加呈现先上升后下降的趋势,在竞争强度等级为 3 时含量最高。在竞争强度等级为 1—3 时,15 年生红松针叶的 TN 与 TP 平均含量分别比 4—5 级竞争强度下高出 5.4%和 11.6%。30 年生红松针叶和细根的 TN 含量、45 年红松针叶的 TN 和 TP 含量随着竞争强度增加均呈现先上升后下降的趋势,在竞争强度等级为 2 时含量最高。在竞争强度等级为 1—2 时,30 年生红松针叶与细根的 TN 含量分别比 3—5 级竞争强度下高出 9.7%和 18.0%、45 年生红松针叶的 TN 与 TP 含量分别比 3—5 级竞争强度下高出 13.9%和 15.0%。15 年生红松针叶、30 年生红松细根和 45 年生红松的 TC 含量在不同竞争强度等级间均无显著差异(图 4)。

2.4　相邻木竞争强度对中幼龄红松内源激素含量的影响

15 年生红松顶芽的赤霉素(GA)浓度在不同竞争强度间差异不显著,30 和 45 年生红松的 GA 浓度随着竞争强度增加呈逐渐下降的趋势。15 年生红松顶芽的吲哚乙酸(IAA)浓度在竞争强度等级 1—3 时显著高于其他竞争强度等级,30 和 45 年生红松顶芽的 IAA 浓度随着竞争强度增加整体呈逐渐下降趋势(图 5)。

2.5　竞争强度、红松生理和生长指标间的相关性

竞争强度与中幼龄红松的直径、树高和 IAA 含量均呈显著负相关。中幼龄红松的针叶 TN 含量与其针叶和细根 NSC 含量呈显著正相关。中幼龄红松的 IAA 含量与其直径和树高呈显著负相关,30 和 45 年生红松的

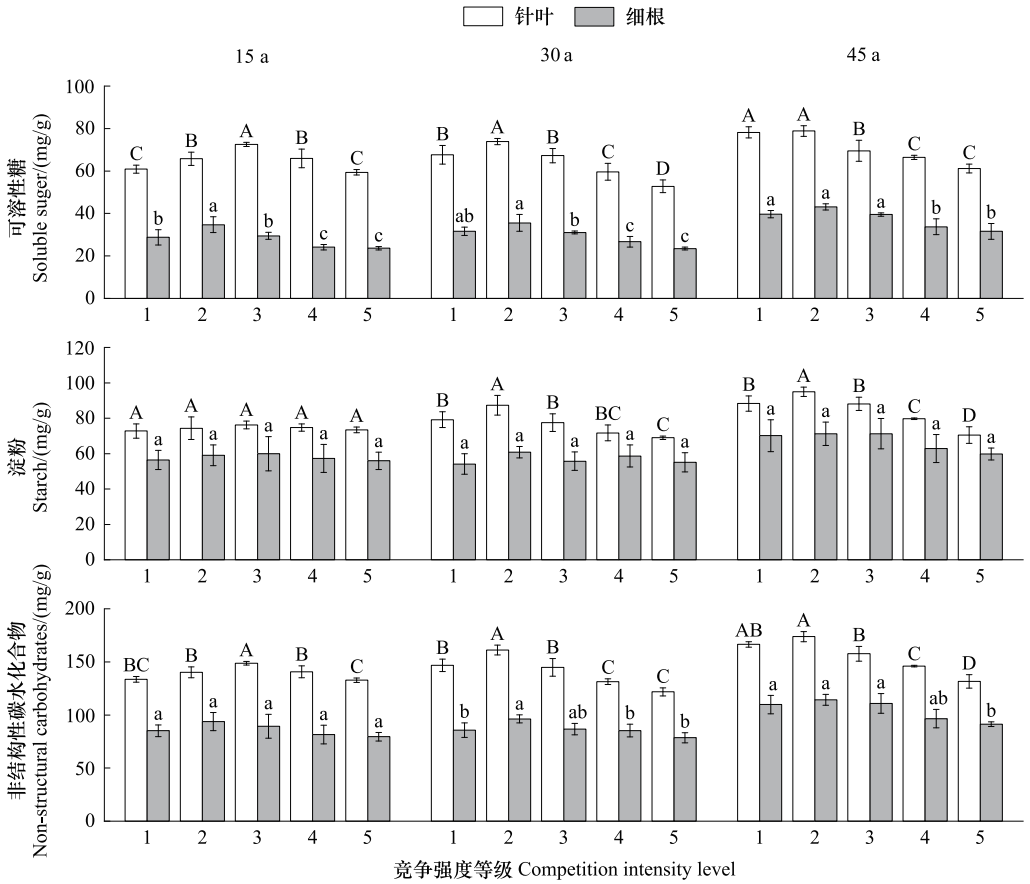

图 3 不同竞争强度下中幼龄红松针叶和细根非结构性碳水化合物含量

Fig.3 The non-structural carbohydrate content in needles and fine roots of the young- and middle-aged *Pinus koraiensis* trees under different competition intensities

不同大写字母和小写字母分别表示针叶和细根在不同竞争强度等级间差异显著(P<0.05)

GA 含量与其胸径和树高呈显著负相关。30 和 45 年生红松针叶与细根的 NSC 含量呈显著正相关、针叶的 TP 含量与 NSC 含量呈显著正相关(图 6)。

3 讨论

3.1 相邻木竞争强度对中幼龄红松生长的影响

胸径和树高是直接衡量树木生长状况的重要指标,二者受到树木自身生物学特性及环境因子的影响[2]。本研究中,竞争强度显著抑制中幼龄红松的直径和树高生长,这与红皮云杉、冷杉(*Abies fabri*)、紫椴等树种生长受到竞争抑制的作用规律相似[2,5,7,13,24]。本研究还发现红松的 IAA 含量与生长指标有显著的正相关关系。随着竞争强度的增加,树木可利用的光、水和土壤养分等资源逐渐减少[24],红松通过抑制内源激素的合成,减少直径和树高的生长,从而优先将有限资源用于维持生存和适应胁迫[25]。此外,有研究发现竞争并非单一的抑制作用,有些树种的混交可以增加土壤养分有效性,从而促进目标树的生长[6]。本研究中,竞争强度对红松树高生长的抑制效应随着树龄增加愈发显著。这可能与红松的发育特性密切相关。幼龄红松的生长较为缓慢并表现出更强的耐荫性[22],耐荫性强意味着对光资源的利用效率更高,竞争往往对耐荫性强的树木生长的影响更小[26]。然而随着树龄增长,红松对光照的需求逐渐增加,这种光需求的转变使其生长更易受到冠层光资源竞争的抑制。本研究还发现中幼龄红松生长指标与竞争强度之间呈现幂函数关系,与 Ji 等[16]对成熟红松的研究结果相似,表明这种非线性关系可能贯穿红松的整个发育周期。但值得注意的是,与本研究中的

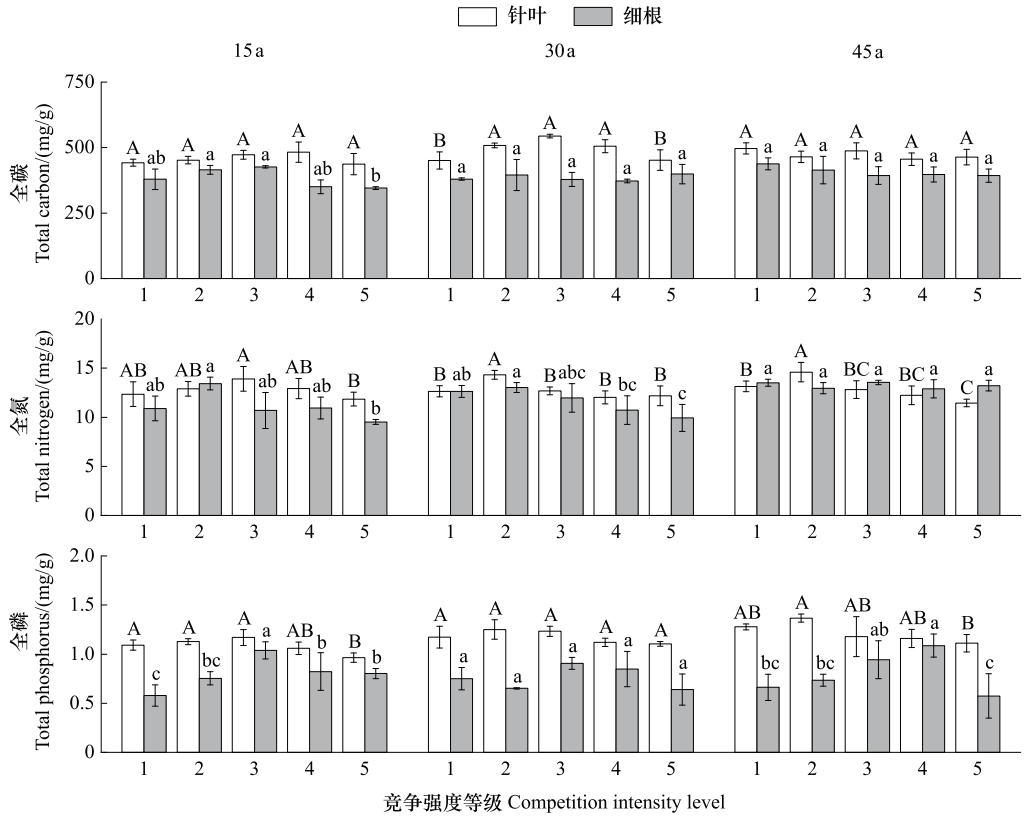

图 4　不同竞争强度下中幼龄红松针叶和细根 C、N、P 含量

Fig.4　C, N and P content in needles and fine roots of the young- and middle-aged *Pinus koraiensis* trees under different competition intensities

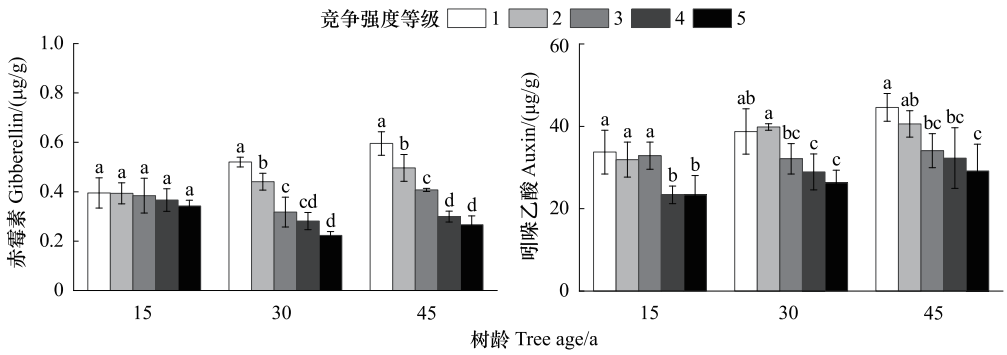

图 5　不同竞争强度下中幼龄红松顶芽内源激素含量

Fig.5　Endogenous hormone content in apical buds of the young- and middle-aged *Pinus koraiensis* trees under different competition intensities

中幼龄红松相比,Ji 等[16]研究的成熟红松在竞争强度增加时的生长下降趋势更为显著,这表明随着红松的生长发育,其对资源竞争的敏感性逐渐增强。

3.2　相邻木竞争强度对中幼龄红松生理特征的影响

C、N、P 在植物生长发育过程中发挥重要作用[4]。N 是叶绿素的组成部分,叶绿素是光合作用中捕获光能的关键色素,P 参与能量转换过程和 ATP 的合成,二者的水平直接关系到光合作用效率,并控制 NSC 的产生和分布[10,27]。本研究中,3 种树龄红松针叶的 NSC 和 TN 含量随着竞争强度的增加呈现先上升后下降的趋

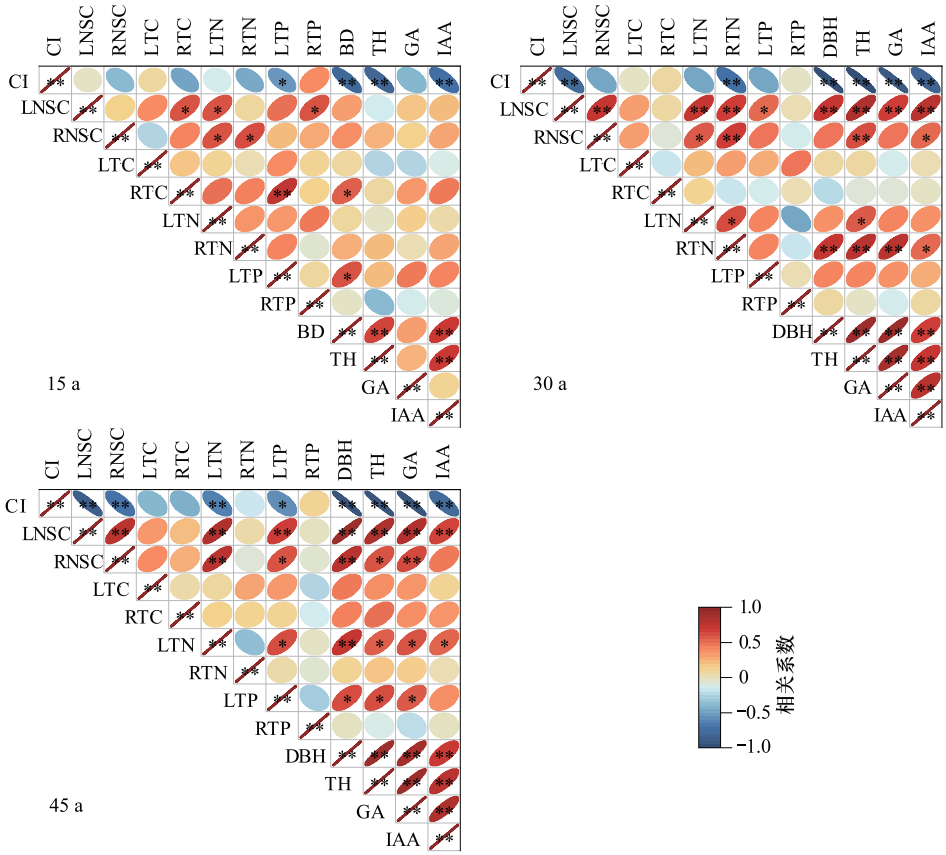

图 6 中幼龄红松生理、生长指标和竞争强度间相关性

Fig.6 Correlation among the physiological, growth indicators and competition intensities of young- and middle-aged *Pinus koraiensis* trees

$*P<0.05$, $**P<0.01$；CI：竞争强度；LNSC：针叶 NSC 含量；RNSC：细根 NSC 含量；LTC：针叶全碳含量；RTC：细根全碳含量；LTN：针叶全氮含量；RTN：细根全氮含量；LTP：针叶全磷含量；RTP：细根全磷含量；BD：地径；DBH：胸径；TH：树高；GA：赤霉素，IAA：吲哚乙酸

势，其中 NSC 和 TN 含量与 Ji 等[16]研究中成熟红松的变化趋势相似，这表明竞争强度对不同发育时期红松的部分生理特征有着相似的影响。此外，本研究发现中幼龄红松针叶 NSC 与 TN 含量、30 和 45 年生红松针叶的 NSC 与 TP 含量呈显著正相关关系。这可能反映了红松在面对竞争压力时的一种适应性策略：通过促进细根对 N、P 的吸收[28]，增加针叶的 N、P 含量以提高光合作用效率[12]，从而补偿因光资源获取受限而导致的光合作用减弱，确保叶片能够产生足够的 NSC 以维持自身正常生长发育。这一机制解释了在低竞争强度下，红松针叶中 NSC 和 TN 含量呈现上升趋势的现象。当竞争强度进一步增加时，周围树木激烈的竞争导致红松获取光资源越来越少，使得光合碳同化速率下降[16]，最终导致 NSC 的合成减少。

本研究中，中幼龄红松器官的 TC 含量相较于 TN 和 TP 含量更稳定，这可能是因为 C 是植物体木质素、纤维素等结构性物质的关键组成成分，其主要功能是维持树木的机械支撑和结构完整性，具有较高的化学稳定性，对环境变化不敏感[29]。本研究中，竞争强度对中幼龄红松可溶性糖含量的影响更为显著，淀粉的含量相对稳定，这与曹鹏鹤等[30]对杨树的研究结果类似。在资源有限的竞争环境中，植物往往优先使用移动性较强的可溶性糖来满足代谢需求，淀粉一般用于满足非生长季或极端胁迫条件下的碳需求，其代谢过程较为缓慢且含量较为稳定[31—32]，这种代谢策略保证了红松在竞争环境下的长期生存。本研究中，30 和 45 年生红松细根与针叶的 NSC 含量呈显著正相关关系。这可能因为竞争影响红松 NSC 的分配格局[12]，驱动 NSC 向细根转运分配[3]，提高根系渗透压并促进根系生长，以增强根系对土壤养分的吸收能力[10]，从而满足自身在竞争环境下的养分需求。

3.3　中幼龄红松耐受相邻木竞争强度范围差异

树木的生理特征能够揭示树木的生长状况,当树木生长受限时,通常会表现出较低水平的 NSC 和养分元素含量[33—34]。本研究中,15 年生红松针叶在竞争强度等级为 1—3(竞争强度 0—15)时能够维持较高的 NSC、TN 和 TP 含量,而 30 和 45 年生红松在竞争强度等级为 1—2(竞争强度在 0—10)时维持较高含量。这表明中幼龄红松可通过生理稳态机制适应一定强度的竞争压力但不同树龄红松耐受范围存在差异。树木地上竞争主要是对光资源的竞争[26],15 年生红松凭借其较强的耐荫能力与较小的体型,即便在光照相对不足的环境下,仍能通过稳定的光合作用生成足够的碳水化合物以维持其正常生长发育。随着树龄的增加,红松逐渐表现出喜光、需光的特性[35],其在高竞争强度下的光合作用更容易受到光资源不足的抑制,因此红松可以耐受竞争强度等级从 1—3(竞争强度 0—15)缩小为 1—2(竞争强度 0—10)。由于树木的自我调节能力有限[36],当竞争强度过高时,红松将受到周边树木空间上的挤压和剧烈资源竞争,其生长发育将不可避免地受到抑制。

4　结论

相邻木竞争对中幼龄红松的直径和树高生长有显著的负效应,这种抑制作用随树龄增长逐渐加剧。中幼龄红松均可以通过提高针叶氮素含量,增加非结构性碳水化合物合成的方式适应竞争压力。不同树龄红松耐受相邻木竞争强度的范围存在差异,15 年生红松可以耐受的竞争强度等级为 1—3(竞争强度 0—15),而 30 和 45 年生红松的耐受范围缩小为 1—2 级(竞争强度 0—10)。因此,为保障红松正常生长发育,建议将 15 年生红松所受竞争强度控制在 Hegyi 竞争指数 15 以下。对于 30 和 45 年生红松,由于其对光照需求更为迫切,竞争强度应进一步降低至 Hegyi 竞争指数 10 以下。当林冠下中幼龄红松所受竞争强度过高时,应采取合理的森林经营措施以改善其生长条件。

参考文献(References):

[1] Liu Y X, Zeng Y, Yang Y H, Wang N, Liang Y J. Competition, spatial pattern, and regeneration of *Haloxylon ammodendron* and *Haloxylon persicum* communities in the Gurbantunggut Desert, Northwest China. Journal of Arid Land, 2022, 14(10): 1138-1158.

[2] 杨惠滨, 国庆喜. 地形与竞争因子对红松胸径与年龄关系的影响. 生态学报, 2016, 36(20): 6487-6495.

[3] 王凯, 邢仕奇, 张日升, 刘建华. 不同密度下樟子松非结构性碳水化合物变化规律. 生态学杂志, 2024, 43(9): 2607-2614.

[4] Zhu D H, Hui D F, Wang M Q, Yang Q, Yu S X. Light and competition alter leaf stoichiometry of introduced species and native mangrove species. Science of The Total Environment, 2020, 738: 140301.

[5] 刘耀凤, 董利虎, 郝元朔, 李凤日. 竞争对天然针阔混交林树木直径生长的影响. 东北林业大学学报, 2023, 51(9): 1-7.

[6] Oboite F O, Comeau P G. Competition and climate influence growth of black spruce in western boreal forests. Forest Ecology and Management, 2019, 443: 84-94.

[7] SeMyung Kwon, 潘磊磊, 时忠杰, 杨晓晖, 张晓, 刘艳书, 张克斌. 不同竞争强度下的沙地樟子松天然林树木径向生长及其气候响应. 生态学杂志, 2019, 38(7): 1962-1972.

[8] 雷泽勇, 周晏平, 赵国军, 张岩松, 于德良. 竞争对辽宁西北部樟子松人工固沙林树高生长的影响. 干旱区研究, 2018, 35(1): 144-149.

[9] 植可翔, 关欣, 黄苛, 王娇, 杨佳敏, 张伟东, 陈龙池, 杨庆朋. 杉木不同组织/器官非结构性碳水化合物含量及其对修枝的响应. 生态学报, 2024, 44(20): 9391-9400.

[10] Wu X Y, Du X H, Fang S Y, Kang J Y, Xia Z C, Guo Q X. Impacts of competition and nitrogen addition on plant stoichiometry and non-structural carbohydrates in two larch species. Journal of Forestry Research, 2021, 32(5): 2087-2098.

[11] 王兆国, 王传宽. 碳供给与碳利用对树木生长的限制机制. 植物生态学报, 2019, 43(12): 1036-1047.

[12] Liu Y X, Jing H Q, Wu J W. Non-structural carbohydrate (NSC) content and C: N: P stoichiometry of *Pinus yunnanensis* seedling needles in response to shade treatment. Industrial Crops and Products, 2024, 210: 118138.

[13] 段光爽, 王秋燕, 宋新宇, 张会儒, 符利勇. 竞争环境下红松单木树高与胸径的相对生长关系. 林业科学, 2020, 56(10): 105-112.

[14] 于立忠, 刘利芳, 王绪高, 孙一荣, 孔祥文, 高添, 李秀芬. 东北次生林生态系统保护与恢复技术探讨. 生态学杂志, 2017, 36(11): 3243-3248.

[15] 沈海龙, 丛健, 张鹏, 张群, 范少辉, 杨文化, 刘世荣. 开敞度调控对次生林林冠下红松径高生长量和地上生物量的影响. 应用生态学

报, 2011, 22(11): 2781-2791.

[16] Ji Y R, Zhang P, Shen H L. Competition intensity affects growing season nutrient dynamics in Korean pine trees and their microhabitat soil in mixed forest. Forest Ecology and Management, 2023, 539: 121018.

[17] 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.

[18] 宣海憧, 郭梦昭, 高露双, 范春雨. 竞争强度变化对针阔混交林红松和水曲柳径向生长的影响. 生态学报, 2020, 40(12): 4087-4093.

[19] 黄伟程, 高露双, 赵冰倩. 不同间伐强度下竞争对东北阔叶红松林主要树种生长-气候关系的影响. 北京林业大学学报, 2023, 45(1): 30-39.

[20] 陈立新, 哈雪梅, 段文标, 韩冬荟, 李常准, 刘玉萍, 沈海龙, 张鹏. 红松人工林优势木竞争指数影响因子. 生态学报, 2022, 42(5): 1777-1787.

[21] 王瑶, 张利敏, 徐胜楠, 于鸿森, 刘月. 帽儿山 3 种森林生态系统土壤动物与土壤呼吸及其相互关系研究. 生态学报, 2021, 41(1): 172-183.

[22] 苑淑媛, 张鹏, 沈海龙. 天然更新红松苗针叶光合和解剖特性对不同郁闭环境的响应. 应用生态学报, 2023, 34(9): 2314-2320.

[23] Chen L X, Zhang C, Duan W B. Temporal variations in phosphorus fractions and phosphatase activities in rhizosphere and bulk soil during the development of *Larix olgensis* plantations. Journal of Plant Nutrition and Soil Science, 2016, 179(1): 67-77.

[24] 杜宇, 杨华, 贺丹妮, 陈庆国, 张晓红. 邻近木多样性与竞争对天然云冷杉林树木生长的影响. 北京林业大学学报, 2024, 46(8): 111-121.

[25] Yang X Z, Zhang W H, He Q Y. Effects of intraspecific competition on growth, architecture and biomass allocation of *Quercus liaotungensis*. Journal of Plant Interactions, 2019, 14(1): 284-294.

[26] De Groote S R E, Vanhellemont M, Baeten L, Van den Bulcke J, Martel A, Bonte D, Lens L, Verheyen K. Competition, tree age and size drive the productivity of mixed forests of pedunculate oak, beech and red oak. Forest Ecology and Management, 2018, 430: 609-617.

[27] Xie H T, Yu M K, Cheng X R. Leaf non-structural carbohydrate allocation and C: N: P stoichiometry in response to light acclimation in seedlings of two subtropical shade-tolerant tree species. Plant Physiology and Biochemistry, 2018, 124: 146-154.

[28] Zhou W S, Cheng X Q, Wu R, Han H R, Kang F F, Zhu J, Tian P. Effect of intraspecific competition on biomass partitioning of *Larix principis-rupprechtii*. Journal of Plant Interactions, 2018, 13(1): 1-8.

[29] 王珂, 尹昀洲, 张明辉, 王树力. 林龄对红松人工林叶片-凋落物-土壤 C、N、P 生态化学计量特征的影响. 西部林业科学, 2023, 52(2): 55-61.

[30] 曹鹏鹤, 徐璇, 孙杰杰, 王玉超, 韩梦华, 郭佳欢, 冯会丽, 王维枫. 林分密度和种植点配置对杨树各器官非结构性碳水化合物的影响. 浙江农林大学学报, 2022, 39(2): 297-306.

[31] Palacio S, Hoch G, Sala A, Körner C, Millard P. Does carbon storage limit tree growth? New Phytologist, 2014, 201(4): 1096-1100.

[32] Poorter H, Niklas K J, Reich P B, Oleksyn J, Poot P, Mommer L. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. New Phytologist, 2012, 193(1): 30-50.

[33] Li M H, Jiang Y, Wang A, Li X B, Zhu W Z, Yan C F, Du Z, Shi Z, Lei J P, Schönbeck L, He P, Yu F H, Wang X. Active summer carbon storage for winter persistence in trees at the cold alpine treeline. Tree Physiology, 2018, 38(9): 1345-1355.

[34] Walker J T, James J J, Drenovsky R E. Competition from *Bromus tectorum* removes differences between perennial grasses in N capture and conservation strategies. Plant and Soil, 2017, 412(1): 177-188.

[35] 袁钰晨, 谢旭强, 徐立清, 于均屹, 蔡智, 王庆成. 不同年龄阶段胡桃楸天然更新幼树的光合生理特性. 森林工程, 2023, 39(4): 29-37.

[36] 党宏忠, 陈帅, 钟鹏, 韩辉, 张日升, 张学利, 石长春. 樟子松人工林自然更新过程中断的机制及可能调控途径. 林业科学, 2024, 60(12): 158-167.