北京林业大学学报
JOURNAL OF BEIJING FORESTRY UNIVERSITY

邻域竞争对长白落叶松生物量及其分配的影响

李宇婷 马爱云 苗铮 郝元朔 董利虎

Effects of neighborhood competition on biomass and its allocation of *Larix olgensis*

Li Yuting, Ma Aiyun, Miao Zheng, Hao Yuanshuo, Dong Lihu

引用本文:
李宇婷, 马爱云, 苗铮, 郝元朔, 董利虎. 邻域竞争对长白落叶松生物量及其分配的影响[J]. 北京林业大学学报, 2025, 47(4):92–102. doi: 10.12171/j.1000–1522.20230322
Li Yuting, Ma Aiyun, Miao Zheng, Hao Yuanshuo, Dong Lihu. Effects of neighborhood competition on biomass and its allocation of *Larix olgensis*[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2025, 47(4):92–102. doi: 10.12171/j.1000–1522.20230322

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20230322

您可能感兴趣的其他文章
Articles you may be interested in

不同龄组长白落叶松种内及种间竞争研究
Intraspecific and interspecific competition of *Larix olgensis* plantations in different age groups
北京林业大学学报, 2018, 40(9): 33–44. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20180126

基于多层感知机的长白落叶松人工林林分生物量模型
Stand biomass model of *Larix olgensis* plantations based on multi–layer perceptron networks
北京林业大学学报, 2019, 41(5): 97–107. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20190035

长白落叶松水曲柳混交林冠幅预测模型
Crown width prediction models for *Larix olgensis* and *Fraxinus mandshurica* mixed plantations
北京林业大学学报, 2020, 42(7): 23–32. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20190250

长白落叶松人工林有效冠高的确定及其影响因子
Determination and analysis of height to effective crown for planted*Larix olgensis* trees
北京林业大学学报, 2019, 41(5): 76–87. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20190016

人工长白落叶松枝条存活模型
Branch survival models of planted *Larix olgensis* tree
北京林业大学学报, 2018, 40(1): 57–66. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20170203

长白落叶松人工林地位指数及立地形的比较研究
Comparison between site index and site form for site quality evaluation of *Larix olgensis* plantation
北京林业大学学报, 2018, 40(6): 1–8. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20170400

DOI:10.12171/j.1000−1522.20230322

邻域竞争对长白落叶松生物量及其分配的影响

李宇婷 马爱云 苗 铮 郝元朔 董利虎
（东北林业大学林学院，黑龙江 哈尔滨 150040）

摘要:【目的】探究不同竞争木选取方法对邻域竞争指数计算的影响，分析长白落叶松生物量对邻域竞争的响应规律，为人工林竞争机制研究提供理论依据。**【方法】**基于黑龙江省孟家岗林场 147 棵长白落叶松解析木数据，分析邻域竞争对树干、树皮、树枝、树叶和树根生物量及其分配的影响。采用 4 种选取竞争木的方法（固定半径法、动态半径法、相邻木法和控制株数法），基于现有 9 种竞争指数（CI_1~CI_9），通过相关性分析和随机森林重要性排序，筛选最优邻域竞争指数，分析长白落叶松生物量及其分配与邻域竞争的关系。**【结果】**最优竞争指数因方法不同而有所差异。采用固定半径法选取竞争木时，与对象木、竞争木胸径相关的竞争指数（CI_3）与生物量的相关性最强；采用动态半径法时，与对象木、竞争木胸径以及两者之间距离相关的竞争指数（CI_1）与生物量的相关性最强；采用相邻木法时，与对象木、竞争木胸径和树高以及两者之间距离相关的竞争指数（CI_9）与生物量的相关性最强；采用控制株数法时，竞争指数 CI_1 与生物量的相关性最强。随机森林分析结果显示，控制株数法选取的竞争指数与长白落叶松生物量相关性最强。长白落叶松各组分生物量和邻域竞争指数呈显著的负相关关系（$P < 0.001$）。生物量分配比为树干（63.6%）> 树根（17.8%）> 树枝（10.0%）> 树皮（6.6%）> 树叶（2.0%）。邻域竞争指数与树干、树根生物量分配比呈显著负相关（$P < 0.001$），而与树皮、树枝、树叶生物量分配比呈显著正相关（$P < 0.001$）。**【结论】**邻域竞争显著影响长白落叶松各组分生物量及其分配，在生物量模型预估时应考虑竞争的影响，本研究为东北地区长白落叶松人工林生物量准确预估提供了理论支持。

关键词：长白落叶松；生物量；邻域竞争指数；竞争木
中图分类号：S718.5 **文献标志码：**A **文章编号：**1000−1522(2025)04−0092−11
引文格式：李宇婷，马爱云，苗铮，等. 邻域竞争对长白落叶松生物量及其分配的影响［J］. 北京林业大学学报，2025，47(4)：92−102. Li Yuting, Ma Aiyun, Miao Zheng, et al. Effects of neighborhood competition on biomass and its allocation of *Larix olgensis*［J］. Journal of Beijing Forestry University, 2025, 47(4): 92−102.

Effects of neighborhood competition on biomass and its allocation of *Larix olgensis*

Li Yuting Ma Aiyun Miao Zheng Hao Yuanshuo Dong Lihu
(School of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040, Heilongjiang, China)

Abstract:［**Objective**］This paper explores the influence of different methods of competing trees on the calculation of neighborhood competition index, analyzes the corresponding rules of *Larix olgensis* biomass on neighborhood competition, so as to provide a theoretical basis for the research on competition mechanism of planted forests.［**Method**］Based on the analytical wood data of 147 sample trees of *L. olgensis* in Mengjiagang Forest Farm, Heilongjiang Province of northeastern China, this study analyzed the effects of neighborhood competition on the biomass and its allocation of tree wood, bark, branch, leaf and root. Four methods for selecting competing trees (fixed radius method, dynamic radius method, adjacent tree method and control tree number method) were adoped. Based on the existing nine competition indexes (CI_1−CI_9),

收稿日期: 2023−11−13 **修回日期:** 2024−02−22
基金项目: 黑龙江省自然科学基金项目（YQ2022C005），国家自然科学基金区域创新发展联合基金项目（U21A200504），国家自然科学基金面上项目（31971649）。
第一作者: 李宇婷。主要研究方向：林分生长模型。Email：16619880741@163.com 地址：150040 黑龙江省哈尔滨市香坊区和兴路 26 号东北林业大学林学院。
责任作者: 董利虎，博士，教授。主要研究方向：林分生长与收获模型、生物量、碳储量。Email：donglihu2006@163.com 地址：同上。
本刊网址: http://j.bjfu.edu.cn；http://journal.bjfu.edu.cn

through correlation analysis and random forest importance ranking, the optimal neighborhood competition index was screened, and the relationship between biomass of *L. olgensis* and its distribution and neighborhood competition was analyzed. [**Result**] The optimal competition index varied with different methods. When the fixed radius method was used to select competing trees, the competition index (CI_3) related to the object trees and DBH of competing trees had the strongest correlation with biomass. When the dynamic radius method was adopted, the competition index (CI_1) related to DBH of competing trees and the object trees, as well as the distance between them had the strongest correlation with biomass. When the adjacent tree method was adopted, the competition index (CI_9) related to DBH and tree height of the object trees and competing trees, as well as the distance between them had the strongest correlation with biomass. When the method of controlling the number of plants was adopted, the correlation between competition index CI_1 and biomass was the strongest. The results of random forests showed that the competition index selected by method of controlling the number of plants had the strongest correlation with biomass of *L. olgensis*. There was a significant negative correlation between biomass of each component of *L. olgensis* and neighborhood competition index ($P < 0.001$). The biomass distribution ratio of each component was wood (63.6%) > root (17.8%) > branch (10.0%) > bark (6.6%) > leaf (2.0%). The neighborhood competition index was significantly negatively correlated with biomass allocation ratios of tree wood and root ($P < 0.001$), while it was significantly positively correlated with biomass allocation ratios of bark, branch and leaf ($P < 0.001$). [**Conclusion**] Neighborhood competition significantly affects the biomass and distribution of each component of *L. olgensis*. The influence of competition should be considered in the biomass model estimation. This study provides theoretical support for accurate estimation of biomass of *L. olgensis* plantation in northeastern China.

Key words: *Larix olgensis*; biomass; neighborhood competition index; competing tree

生物量分配格局是植物资源配置的重要方式，直接影响其生长、发育和繁殖[1]。植物通过在不同器官间分配生物量，最大化吸收养分、光照和水分等，从而加快生长速率[2]。生物量分配机制不仅影响植物生产力，还对森林生产、分解过程以及碳循环具有重要作用[3]。

随着树木生长，有限的空间资源无法满足树木的生长发育需求，导致树木间竞争光照、空间、养分和水分等。树木之间的竞争不仅影响林分结构、群落组成及演替等，还影响单木各组分获得的资源大小，进而影响树木的生物量积累和分配[4−6]。关于生物量分配和植物竞争之间的作用机制已有相关报道。例如，Lin 等[7]通过构建单木生物量模型，研究了竞争对生物量分配的影响，并探讨了植物生物量和密度之间的关系，结果表明资源的限制改变了生物量的分配规律。陈东升等[5]通过构建生物量异速生长方程，将优势木、劣势木、平均木和被压木划分为不同的竞争类型，并将其作为哑变量加入生物量模型，分析了竞争对日本落叶松（*Larix kaempferi*）各组分生物量分配比和异速生长关系的影响。董利虎等[4]、汪金松等[6]研究发现，竞争和红松（*Pinus koraiensis*）胸径、树高以及树干、树枝、树叶、树根生物量有显著的函数关系，且红松地上生物量所占整株生物量的比例与竞争有显著相关性，而地下生物量所占比例与竞争指数的相关性并不显著。另有研究表明，种内竞争会限制生物量分配，导致更多生物量被分配到地下，并且竞争在个体间表现出不对称性[8]。Men 等[9]研究表明，分配给树桩和树根的生物量也会受竞争的影响，竞争主要通过改变粗根生物量来影响树和粗根的生物量分配。因此，在研究树木生物量时，有必要探究竞争对树木生物量及其分配的影响机制。

邻域竞争通常定义为邻体树木竞争相同的资源。一般用竞争指数量化林分中树木间的邻域竞争，竞争指数的使用实现了对林分中相邻树木竞争过程的简化表达[3]。竞争木的大小、数量和与对象木之间的距离常被用于构建竞争指数，从而定量表示竞争压力。在对象木的临近范围内，有学者把对象木和竞争木之间的距离设置为竞争半径，进而构建竞争指数[3, 10−12]，以研究竞争对生物量分配的影响。比如：有研究采用固定半径法确定树木的竞争半径[3, 4, 11]，并将此范围内的树木作为竞争木进而计算竞争指数来表达树木间的竞争；龙时胜等[11]采用动态半径法，通过构建自由冠幅模型来确定竞争半径，以选取每株对象木的竞争木，进而对青冈栎（*Cyclobalanopsis glauca*）次生林竞争情况进行分析。此外，也有学者

采用控制株数法选取离对象木最近的 4 株树木作为竞争木来计算长白落叶松(*Larix olgensis*)不同方向的竞争指数，以此定量表达树木不同方向上的竞争压力[13]。Yang 等[8]采用相邻木法确定竞争木，即选取与对象木树冠重叠的树木作为竞争木进而探究辽东栎(*Quercus liaotungensis*)在不同竞争强度下的生物量分配策略。由此可见，竞争木选取方法因研究对象而有所差异，确定合适的方法是必要的。目前大多数研究主要是通过构建新的竞争指数或者采用 Hegyi 简单竞争指数来量化竞争[4,12]，然而，通过比较不同方法确定竞争木来计算邻域竞争指数的研究鲜有报道。除此之外，不同树种在不同立地条件下，竞争半径具有可变性[11,14]，深入探究如何确定竞争木和计算树木间的竞争指数来表达邻域竞争具有一定意义。

长白落叶松是我国东北地区的主要用材树种之一，具有干形通直、生长迅速、轮伐期短、分布范围广、易栽植等优点，在我国森林生态系统中占据重要位置。本研究基于黑龙江省佳木斯市孟家岗林场长白落叶松人工林解析木数据，采用不同方法选取竞争木，计算邻域竞争指数，通过比较选出最优邻域竞争指数来量化竞争，并分析探讨邻域竞争对长白落叶松生物量及其分配的影响机制。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

研究地区位于黑龙江省佳木斯市桦南县孟家岗林场(130°32′42″ ~ 130°52′36″ E，46°20′16″ ~ 46°30′50″ N)。孟家岗林场地势为低山丘陵，东北部高，西南部低，坡度较为平缓，土壤类型以暗棕壤为主，地处长白山山脉完达山西麓余脉。孟家岗林场气候属于东亚大陆性季风气候，年平均气温 2.7 ℃，最低温度−34.7 ℃，最高气温是 35.6 ℃。平均降水量 550 mm，平均海拔 250 m。该林场主要乔木树种有长白落叶松、蒙古栎(*Quercus mongolica*)、山杨(*Populus davidiana*)、黑桦(*Betula dahurica*)、白桦(*Betula platyphylla*)、云杉(*Picea asperata*)、胡桃楸(*Juglans mandshurica*)等。

1.2 研究方法

1.2.1 数据收集

在孟家岗林场设置了 22 块落叶松人工林固定样地，样地大小为 20 m × 30 m 或 30 m × 30 m。首先进行样地调查，对固定样地内所有的活立木进行每木检尺，测量所有树木的胸径(D，cm)、树高(H，m)和冠幅(C_W，m)等指标。将获取的每木检尺数据分组，按照等断面积标准木法分为 5 级，计算各径级的平均直径，以此为标准在每级选择 1 ~ 2 株样木作为树干解析和枝解析的解析木。然后在所设置的标准地附近、具有相同生长条件的林分中，选取冠形良好、生长正常、无病虫害的树木作为解析木进行测定，最终确定 147 棵解析木，并对解析木 8 m 以内的树木和与解析木树冠相接的树进行每木检尺。伐倒解析木后，将树干按 1 m 分段称取鲜质量，在各段取 3 ~ 5 cm 的圆盘，分别测量圆盘干材和树皮鲜质量并取样，从树干的北向开始以顺时针方向对每一轮的所有枝条进行编号，把每轮长势良好的树枝作为标准枝，把标准枝的树叶剥离，分别称取树枝和树叶的质量并取样。把树根全部挖掘，按大根(＞5 cm)、中根(2 ~ 5 cm)、小根(≤ 2 cm)分类标准测定鲜质量并取样。将带回样品在 80 ℃ 恒温下烘干并称质量，把样品各部分干质量和鲜质量的比值乘以各部分鲜质量得到树木各部分生物量。林分及解析木基本信息见表 1。

1.2.2 选取竞争木

竞争木的确定方法一般有 4 种，分别为固定半径法[14]、动态半径法[11]、相邻木法[8]、控制株数法[13]，将这 4 种方法分别标记为Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ、Ⅳ。固定半径法是基于简单 Hegyi 竞争指数计算方法，以对象木为中心，样圆半径从 1 m 开始，以 1 m 为增量逐步增加至 8 m，将该距离定义为对象木的竞争半径，该半径内所有的树木都是竞争木。分析在不同竞争半径下平均竞争指数(式 1)的变化趋势，选出平均竞争指数趋于稳定下的竞争半径，并以此选取竞争木。动态半径法是以能够自由生长的对象木(自由树)的冠幅作为竞争半径选取竞争木的方法。选择 6 个常见的方程作为备选的冠幅模型(表 2)，使用解析木中的优势木数据分别对 6 个备选模型进行拟合，通过分析比较拟合指标发现模型 4 的拟合效果最好，故以模型 4 作为长白落叶松优势木冠幅模型。优势木的生长过程与自由树最为接近，但仍存在一定差异，因此优势木的冠幅模型尚不能准确反映自由树的冠幅生长情况。因此从优势木中选出 4 株冠幅最大的样木，利用式(2)计算得到树冠相对误差(q)，利用式(3)求出平均调整系数 $Q = 1.620$。

$$\mathrm{CI} = \frac{1}{n}\sum_{i=1}^{n}\frac{D_j}{D_i \times d_{\mathrm{ist}ij}} \tag{1}$$

$$q = \frac{C_{\mathrm{W}xi} - C_{\mathrm{W}yi}}{C_{\mathrm{W}xi}} \tag{2}$$

$$Q = \frac{1}{1-\bar{q}} \tag{3}$$

式中：D_j、D_i分别为竞争木 j 胸径和对象木 i 胸径，

表 1　长白落叶松林分及解析木的基本信息统计

Tab. 1　Statistics of basic information of *Larix olgensis* stands and analytical wood

类型	统计量	最大值	最小值	均值	标准差
林分因子	年龄/a	62	13	36	16.077
	平均胸径/cm	27.1	8.5	16.3	6.093
	平均树高/m	27.8	9.4	17.895	6.341
	林分密度/(株·hm^{-2})	3 322	500	1 585	914.791
解析木因子	胸径/cm	33.4	5.5	16.44	7.020
	树高/m	28.9	7.8	17.73	6.055
	树干生物量/kg	579.894	3.079	118.50	129.444
	树皮生物量/kg	49.229	0.478	9.35	8.597
	树枝生物量/kg	48.874	0.544	11.75	11.213
	树叶生物量/kg	8.516	0.696	2.278	1.960
	树根生物量/kg	148.485	0.576	31.85	34.381

表 2　优势木基础冠幅模型

Tab. 2　Basic crown width model of dominant trees

编号	模型形式	参数估计		拟合优度		
		a	b	R_a^2	RMSE	AIC
1	$C_W = a + bD_i$	1.656	0.074	0.167	1.086	181.091
2	$C_W = aD_i^b$	0.815	0.455	0.178	1.088	181.327
3	$C_W = a[1-\exp(-bD_i)]$	4.234	0.073	0.167	1.095	182.109
4	$C_W = a\exp(bD_i)$	1.936	0.024	0.183	1.085	181.005
5	$C_W = \left(\frac{D_i}{a+bD_i}\right)^2$	2.282	0.440	0.169	1.094	181.988
6	$C_W = 1/(a+bD_i)$	0.471	−0.007	0.182	1.085	181.053

注: C_W代表冠幅, D_i代表对象木i胸径, a、b代表参数。

$d_{\mathrm{isti}j}$为竞争木 j 和对象木 i 之间的距离, n 为竞争木株数, q、$\bar{q}$分别为树冠相对误差和树冠相对误差平均值, $C_{\mathrm{Wx}i}$、$C_{\mathrm{Wy}i}$分别为第 i 棵优势木的实际冠幅和理论冠幅, Q为平均调整系数。

将选出最优的长白落叶松冠幅模型乘以 Q 值, 则得到自由树冠幅模型, 见式(4)。通过自由树冠幅模型计算每株对象木的潜在最大树冠值, 并以潜在最大冠幅值作为对象木的竞争半径来选取竞争木。

$$C_W = 3.136\exp(0.024D_i) \tag{4}$$

式中: C_W 为冠幅。

相邻木法是把与对象木树冠投影有交错重叠的树木作为该对象木的竞争木。控制株数法一般选取与对象木距离最近的 4 株或 8 株树来计算竞争指数, 本研究选取 8 株树作为竞争木。

通过上述 4 种方法确定竞争木, 基于 Hegyi 简单竞争指数[15], 采用 9 个竞争指数(表 3)来计算邻域竞争指数(共得到 36 个竞争指数), 以表达林木所受的竞争强度。

1.2.3　选取最优邻域竞争指数

将长白落叶松各组分(树干、树皮、树枝、树叶和树根)生物量分别与 4 种竞争木选取方法计算的竞争指数进行相关性分析, 筛选出每种方法中与生物量相关性最强的竞争指数作为最优邻域竞争指数, 共选出 4 个最优指数。为进一步研究这 4 种邻域竞争指数对长白落叶松生物量的重要性, 采用随机森林对 4 种邻域竞争指数进行重要性排序。随机森林是一种基于决策树的机器学习算法, 该算法可以避免过拟合现象、对变量之间的共线性不敏感, 被广泛应用于变量的重要性评价。

1.2.4　分析最优邻域竞争指数对长白落叶松生物量及其分配的影响

为研究邻域竞争对长白落叶松树干、树皮、树枝、树叶、树根生物量及其分配比的影响, 将筛选出的最优邻域竞争指数分别与长白落叶松各组分生物量及其分配比进行相关性分析, 进而探究长白落叶松生物量对邻域竞争的响应。

表 3 竞争指数公式

Tab. 3 Competition index formula

竞争指数	公式	参考文献
CI_1	$CI_1=\sum_{i=1}^{n}\frac{D_j}{D_i\times d_{istij}}$	[12]
CI_2	$CI_2=\sum_{i=1}^{n}\frac{H_j}{H_i\times d_{istij}}$	[12]
CI_3	$CI_3=\sum_{i=1}^{n}\frac{D_j}{D_i}$	[10]
CI_4	$CI_4=\sum_{i=1}^{n}\frac{H_j}{H_i}$	[10]
CI_5	$CI_5=\sum_{i=1}^{n}\frac{D_j^2}{D_i^2\times d_{istij}}$	[16]
CI_6	$CI_6=\sum_{i=1}^{n}\frac{H_j^2}{H_i^2\times d_{istij}}$	[16]
CI_7	$CI_7=\sum_{i=1}^{n}\frac{D_j{}^2}{D_i{}^2}$	[10]
CI_8	$CI_8=\sum_{i=1}^{n}\frac{H_j{}^2}{H_i{}^2}$	[10]
CI_9	$CI_9=\sum_{i=1}^{n}\frac{D_j}{D_i\times d_{istij}}\times\ln\left(1+\frac{H_j}{H_i}\right)$	[6]

注：D_j、D_i代表竞争木胸径和对象木胸径，H_j、H_i代表竞争木树高和对象木树高，d_{istij}代表竞争木和对象木之间的距离，n代表竞争木株数。

2 结果与分析

2.1 竞争木的选取

采用固定半径法选取竞争木时，随竞争半径的增加，竞争木的平均竞争指数呈明显的下降趋势。如图 1 所示，竞争半径在 1～6 m 之间平均竞争指数降幅较大，在 6～8 m 之间，平均竞争指数降幅较小趋于稳定。因此，6 m 可确定为长白落叶松的有效竞争半径，即对象木 6 m 以内的树木为其生长的有效竞争木。

经计算统计采用固定半径法、动态半径法、相邻木法、控制株数法选取的竞争木株数分别为 2 430、1 260、289、1 168 株（表 4）。

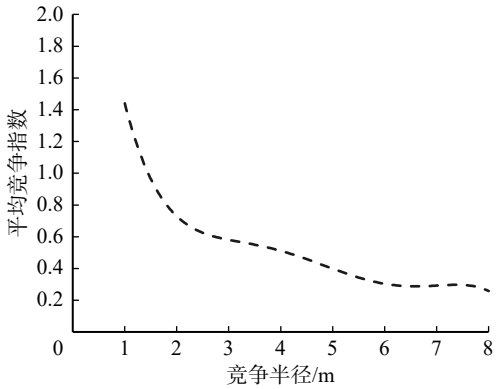


图 1 平均竞争指数随竞争半径的变化趋势

Fig. 1 Trend of average competition index changing with competition radius

表 4 4 类方法选取竞争木结果

Tab. 4 Results of competing wood selection by four methods

方法	对象木株数	竞争木株数
固定半径法（I）	147	2 430
动态半径法（II）	147	1 260
相邻木法（III）	147	289
控制株数法（IV）	147	1 168

2.2 4 种邻域竞争指数的最优选取

采用固定半径法选取竞争木时，确定了有效竞争半径为 6 m。在此基础上进一步分别分析了距离对象木 1、2、3、4、5、6 m 竞争半径条件下，不同竞争指数与长白落叶松各组分生物量的相关性。结果表明，竞争指数和不同组分生物量大小均为负相关关系，在半径为 6 m 时相关性较强（图 2）。这与 2.1 中得到的结果一致。

基于常用的 9 个竞争指数公式，本研究共计算了固定半径法、动态半径法、相邻木法、控制株数法共 4 种选取竞争木方法下的 36 个竞争指数。通过分析竞争指数与长白落叶松生物量的相关关系，结果表明（图 3），采用控制株数法选取竞争木计算的竞争指数和长白落叶松各组分生物量相关性大小排序为 IV-CI_1 > IV-CI_2 > IV-CI_9 > IV-CI_6 > IV-CI_5 > IV-CI_3 > IV-CI_4 > IV-CI_7 > IV-CI_8，采用动态半径法选取竞争木计算的竞争指数和长白落叶松各组分生物量相关性大小排序为 II-CI_1 > II-CI_9 > II-CI_2 > II-CI_6 > II-CI_5 > II-CI_3 > II-CI_7 > II-CI_8 > II-CI_4，采用相邻木法选取竞争木计算的竞争指数和长白落叶松各组分生物量相关性强弱排序为III-CI_9 > III-CI_1 > III-CI_5 > III-CI_2 > III-CI_6 > III-CI_7 > III-CI_3 > III-CI_8 > III-CI_4，采用固定半径法选取竞争木计算的竞争指数和长白落叶松各组分生物量相关性强弱排序为 I-CI_3 > I-CI_1 > I-CI_9 > I-CI_4 > I-CI_2 > I-CI_5 > I-CI_7 > I-CI_6 > I-CI_8。综上所述，采用 4 种选取竞争木方法计算的竞争指数，在每种方法里与长白落叶松生物量相关性最强的分别为 I-CI_3、II-CI_1、III-CI_9 和 IV-CI_1。

为研究 4 种邻域竞争指数对不同组分生物量影响的贡献差异，采用随机森林的方法对 4 种邻域竞争指数进行重要性排序（图 4）。结果表明：对长白落叶松树干生物量的影响，IV-CI_1 贡献最大，其次依次为 I-CI_3、III-CI_9 和 II-CI_1；对树皮、树枝生物量影响，IV-CI_1 同样占据主导地位，其次为 I-CI_3；对叶

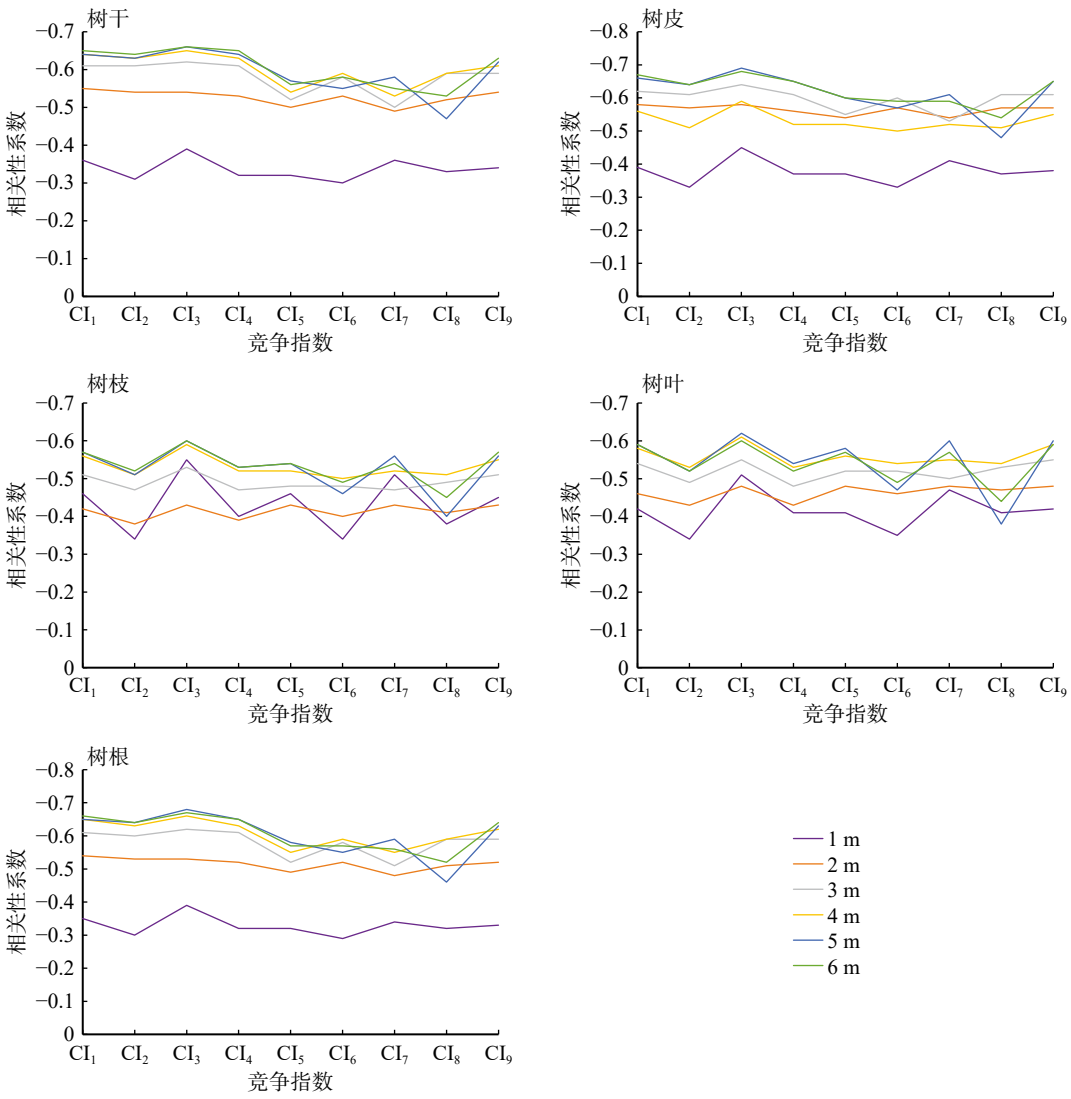


图 2　生物量与不同竞争半径下的竞争指数的相关关系

Fig. 2　Correlations between biomass and different competition indices at varied competition radii

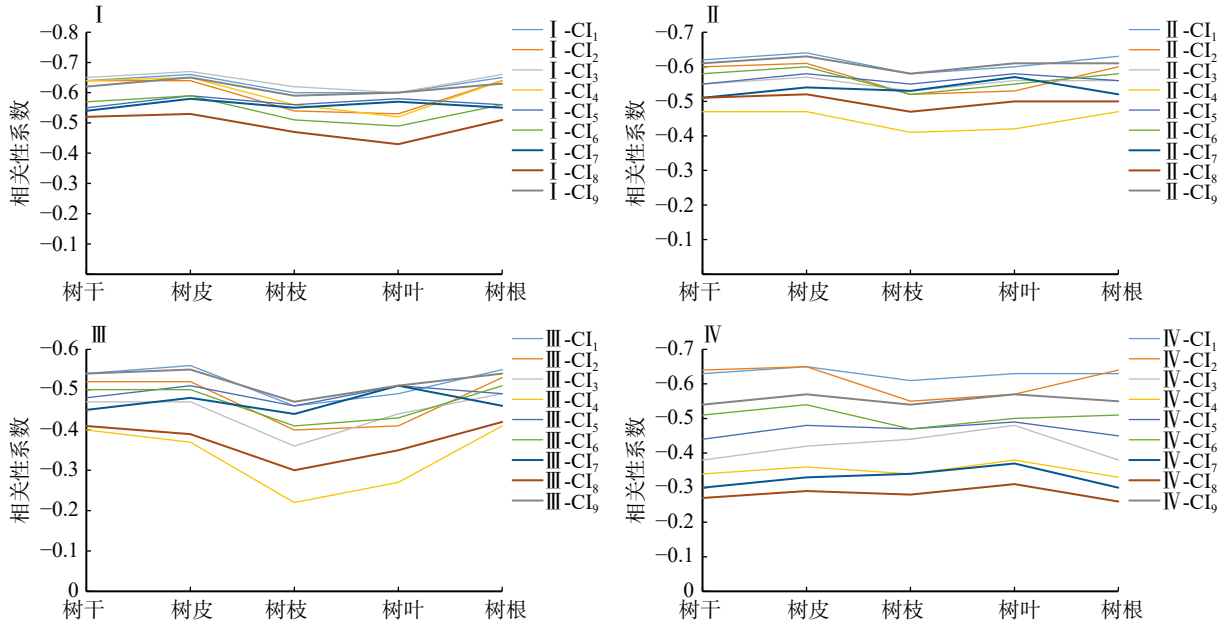
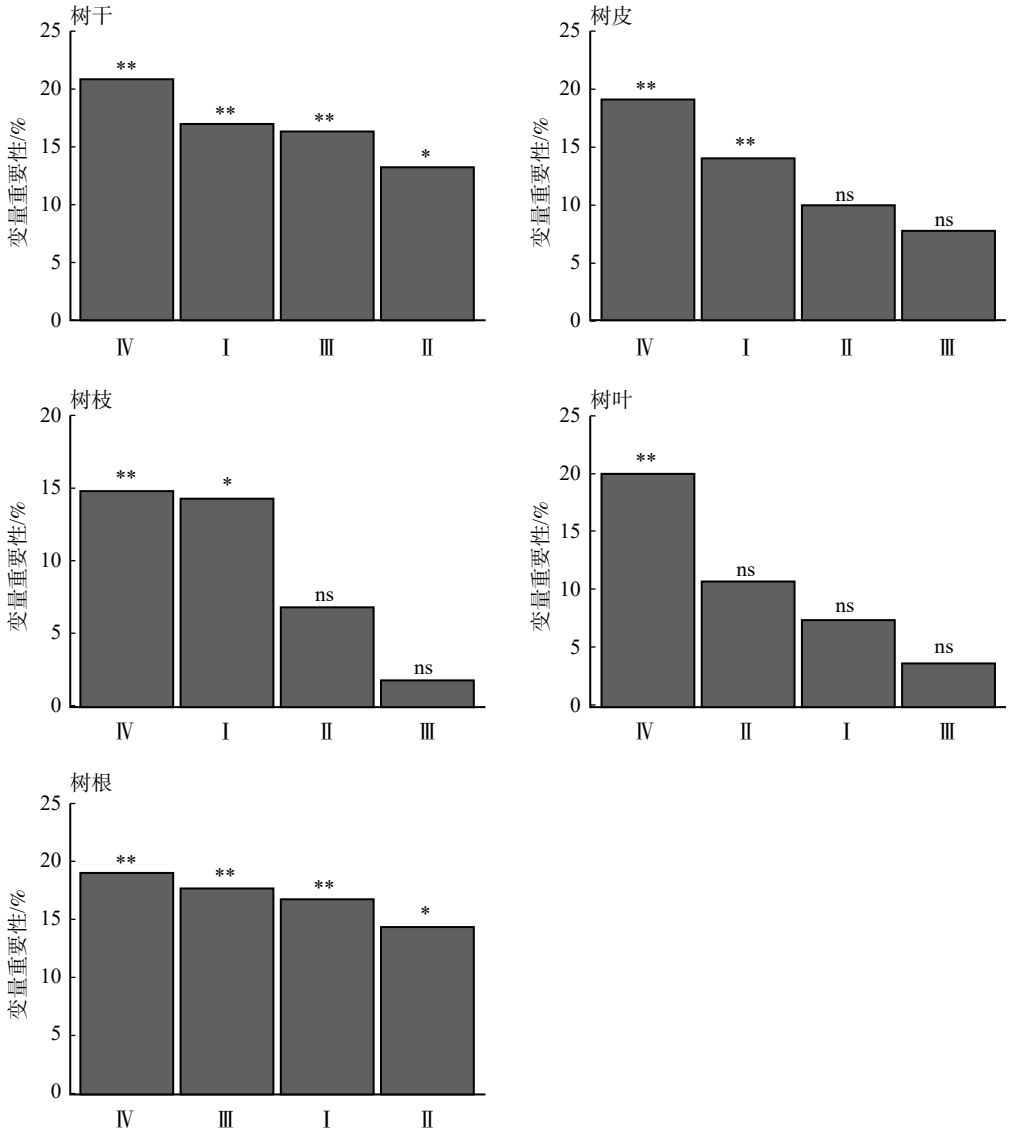


图 3　4 种邻域竞争指数与不同组分生物量相关关系

Fig. 3　Correlations between four neighborhood competition indexes and biomass of different components



**代表 $P < 0.01$，*代表 $P < 0.05$，ns 代表 $P > 0.05$，Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ、Ⅳ分别代表基于固定半径法、动态半径法、相邻木法、控制株数法计算得到的竞争指数 CI_3、CI_1、CI_9、CI_1。

图 4 随机森林分析 4 种邻域竞争指数重要性排序

Fig. 4 Importance ranking of four neighborhood competition indexes in random forest analysis

生物量的影响，Ⅳ-CI_1 表现出显著的贡献；对树根生物量的影响，Ⅳ-CI_1 的贡献最大，其次依次为Ⅲ-CI_9、Ⅰ-CI_3 和Ⅱ-CI_1。综上所述，Ⅳ-CI_1 是影响长白落叶松树干、树皮、树枝、树叶和树根各组分生物量的最强竞争指数。

2.3 竞争对长白落叶松生物量及其分配比的影响

通过对长白落叶松树干、树皮、树枝、树叶和树根生物量与竞争指数的分析，发现两者关系呈极显著的指数函数负相关关系（$P < 0.001$，R^2 分别为 0.683 9、0.659 0、0.497 9、0.510 9 和 0.717 5）。当竞争指数较小时，长白落叶松的树干、树皮、树枝、树叶、树根生物量均较高；随着竞争指数的增加，各组分生物量均显著下降。当竞争指数增加到 4 时，各组分生物量的变化趋于稳定（图 5）。

为进一步确定竞争对生物量分配的影响，计算长白落叶松各组分生物量在总生物量中的分配比（图 6）。结果表明，长白落叶松各组分生物量分配显著差异，具体比例为树干（63.61 ± 0.83）% > 树根（17.82 ± 0.37）% > 树枝（2.01 ± 0.13）% > 树皮（9.97 ± 0.64）% > 树叶（6.60 ± 0.20）%。此外，树干和树根生物量分配比随胸径的增加而增加，而树枝、树叶和树皮生物量分配比随胸径的增加呈显著的下降趋势。

对于树干和树根，竞争指数与生物量分配比呈显著的负相关关系（$P < 0.001$），表明其生物量随竞争指数的增大有显著的降低趋势；相反，对于树皮、树枝和树叶，竞争指数与生物量分配比之间呈显著的正相关关系（$P < 0.001$），表明其生物量分配比随竞争指数的增大而显著上升（图 7）。

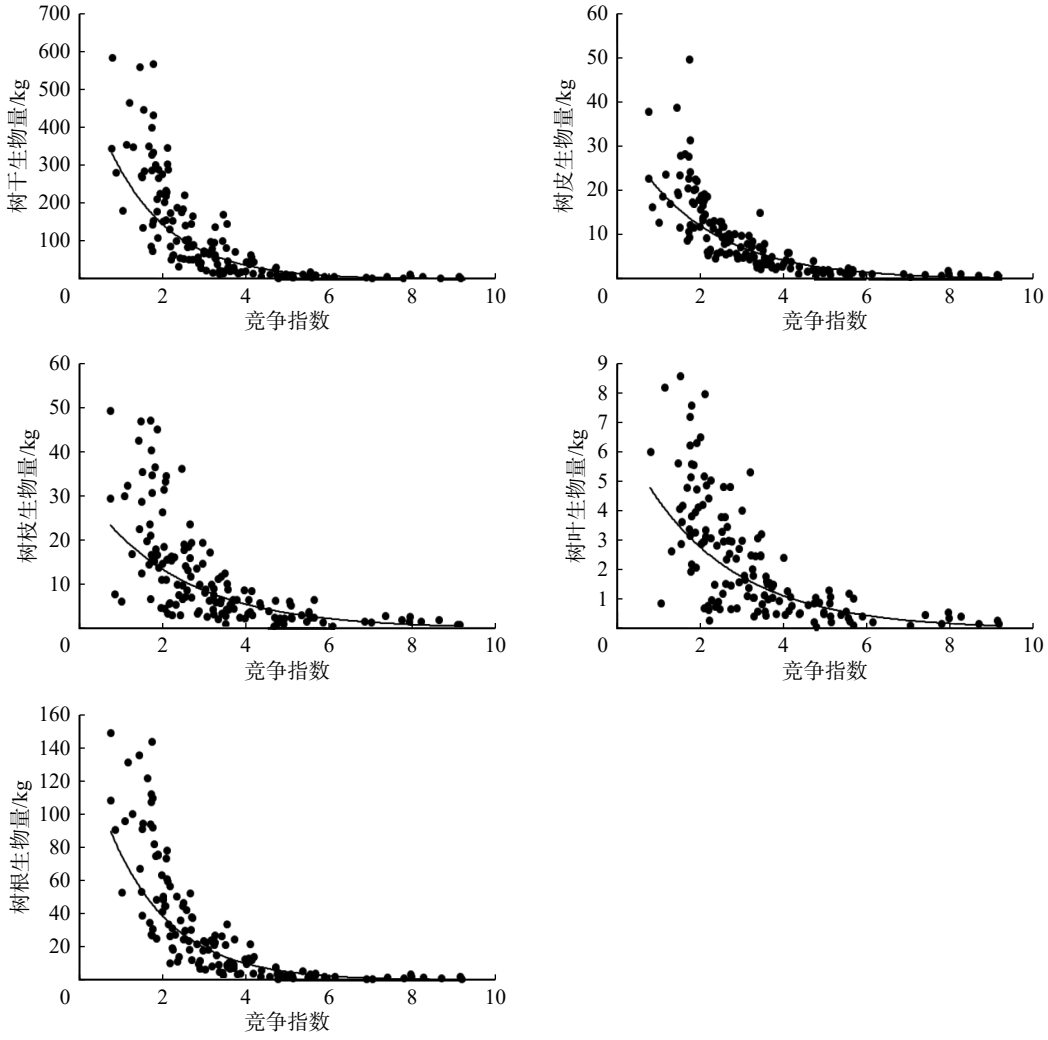


图 5　长白落叶松树干、树皮、树枝、树叶和树根生物量与竞争强度的关系

Fig. 5　Relationship between competition index of biomass in wood, bark, branch, leaf and root of *Larix olgensis*

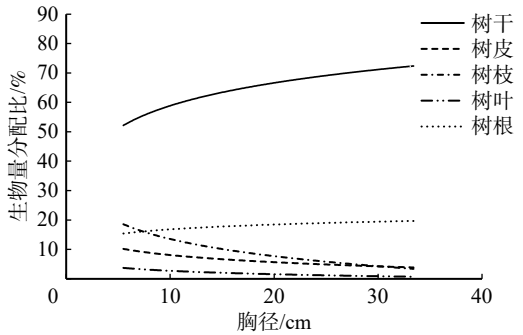


图 6　长白落叶松各组分生物量分配比

Fig. 6　Biomass allocation ratios of each component of *Larix olgensis*

3　讨　　论

3.1　最优邻域竞争指数

树木通过争夺光照、空间、养分和水资源来满足自身的生长需求，并进行生物量分配。本研究采用固定半径法选取竞争木时，将长白落叶松的有效竞争半径定为 6 m，即 6 m 半径范围内的树木会显著影响对象木的生长。进一步分析不同竞争半径（1、2、3、4、5、6 m）下的竞争指数与长白落叶松各组分生物量之间的相关性，结果表明，当竞争半径为 6 m 时，竞争指数与各组分生物量相关性最强。采用固定半径法选取竞争木时，确定 6 m 为有效竞争半径的原因可能有以下 3 点。其一，对象木会受到周围一定范围内的树木产生的竞争压力，随着距离的增大，这种竞争压力会逐渐减弱，甚至趋于零。其他研究也采用类似方法确定竞争半径，例如徐建等[17]研究发现天目山针阔混交林竞争半径拐点出现在 7 m，李宜科等[18]确定了准噶尔盆地梭梭（*Haloxylon ammodendron*）群落的竞争半径为 6 m。其二，本研究中，大部分对象木冠幅半径在 6 m 以内，这表明 6 m 为竞争半径是合理的。此外，林分中树木对光资源和水资源等生态环境具有一致性[17]，也进一步证实了研究结果的可靠性。其三，本研究固定样地平均林分密度为 1 585 株/hm^2，较小的林分密度为 500 株/hm^2，较大的林分密度为 3 322 株/hm^2，林分密度覆盖范围广。因此，采用固定半径法选取竞争木时，得到 6 m 的竞争半径对长白落叶松人工林具有普遍适

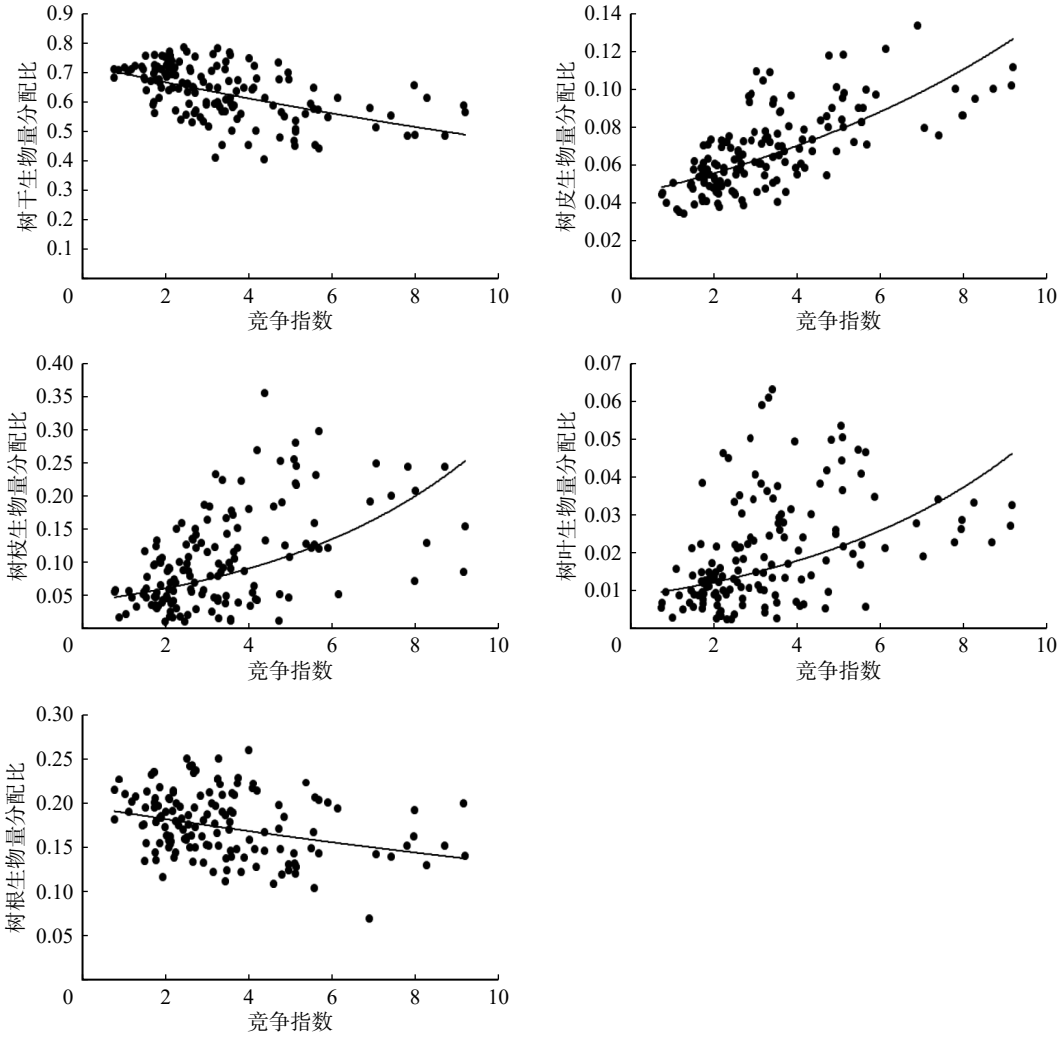


图 7 长白落叶松各组分生物量分配比与竞争指数的关系

Fig. 7 Relationship between biomass allocation ratios of each component and competition index of *Larix olgensis*

用性[14]。综上，在实际的森林经营管理中，建议将长白落叶松人工林的树木间距保持在 6 m 左右，保留目标树并择伐干扰树来缓解竞争压力，促进树木生长发育，以期望达到较理想的林分结构，进而提高林分生产力，实现森林的可持续经营。

采用 4 种方法选取竞争木，基于 9 种计算竞争指数的方法来计算在 4 种竞争木选取方法下的竞争指数。通过分析竞争指数与长白落叶松各组分生物量的相关性，发现 CI_1、CI_2、CI_9 与生物量的相关性较强。进一步分析发现，这 3 个竞争指数是由相对胸径、相对距离、相对树高计算得出，由此可以推测，这些因素对生物量有显著影响。以往研究中有学者在分析长白落叶松不同方向的竞争压力时也得出了类似结论[16]。在树木竞争中，Hegyi 指数（CI_1）作为最经典的空间竞争指数，得到了广泛认可[19]。通过随机森林重要性排序来分析各竞争指数贡献度，结果表明，Ⅳ-CI_1 竞争指数的重要性最高。即采用控制株数法选取竞争木，使用竞争指数 CI_1，得到的竞争指数Ⅳ-CI_1 最好。一般来说，合理的设置竞争木数量可以反映空间结构规律[20]，在多数研究中均采用了控制株数法来选择竞争木进而计算竞争指数[16, 19]。然而，竞争木大小不同，由对象木和竞争木组成的结构框架就有所不同[20]，且竞争木的株数设置过少会难以解释空间结构规律，设置过多也会造成不必要的人力以及财力浪费。因此，推荐采用Ⅳ-CI_1 竞争指数，该指数的调查因子较少即只需调查对象木和竞争木的胸径以及两者之间的距离，方便野外调查，测量的误差相对较低。此外，本研究采用控制株数法设置竞争木的数量为 8 株，初步探究了竞争木株数的设置，对于不同大小的树木采用具体几株竞争木更加合适的相关问题，未来将进一步深入探讨。

3.2 竞争对生物量的影响

生物量分配是树木在生长过程中，光合作用积累有机物并分配到树木各个组分的结果[21]。本研究中长白落叶松的生物量分配大小排序为树干 > 树根 >

树枝 > 树皮 > 树叶，该结论与董利虎等[4]的人工红松各分项生物量分配比的研究结论相同。也有其他相关研究[22−23]表明，针叶树种的树干生物量占比范围为 25% ~ 76%，这与本文树干占比为 63.61% 的结果相符。对于针叶树种来说，树根生物量占比约在 30% 以下[24]，这与本文树根占比为 17.82% 的结果相符。

生物量分配比不仅受树种、胸径、树高、年龄等内部因子的影响，也受外部因子的影响(如竞争等)[4]。一般来说，处于林分内的树木胸径越大，受到的竞争越小，其生长发育越良好，而激烈的邻域竞争会抑制树木的生长发育进而导致树木各组分生物量分配格局产生差异，因此剧烈的竞争将会影响单木碳储量的增加[15]。本研究结果发现竞争指数与树干、树根生物量分配比呈显著的负相关关系，与树皮、树枝和树叶生物量分配比呈显著的正相关关系，这表明随着竞争的增强，树木将更多资源分配给树皮、树枝和树叶，减少了对树干和树根生物量的分配，这与 Zhou 等[3]、汪金松等[6]的研究一致，他们认为生物量分配符合最优分配的原则，由于树叶和树枝能更直接地接受光照，强烈的光照竞争会促进树木将更多生物量分配给树叶和树枝。

4　结　　论

本研究采用了 4 种选取竞争木的方法计算竞争指数来量化竞争，进而探究邻域竞争对生物量及其分配的影响。不同竞争木选取方法计算得出的竞争指数与生物量相关性存在差异。与其他方法相比，控制株数法计算的竞争指数对长白落叶松的竞争量化效果最佳。该方法在野外实际调查中操作简便、工作量较小，能显著提高外业调查人员的工作效率。此外，对比分析发现，Ⅳ-CI_1 竞争指数与生物量的相关性最强。该指数综合考虑了对象木与竞争木的胸径以及两者之间的距离，在实际应用中，该指数的测量方法简单且误差较低，能更准确地反映长白落叶松的竞争状况，为长白落叶松人工林经营提供理论依据。

本研究结果表明，邻域竞争与各组分生物量呈负相关关系，但与树皮、树枝和树叶的生物量分配比呈正相关关系，而与树干和树根的生物量分配比呈负相关关系。剧烈的竞争促使树木将更多生物量分配给树枝、树叶和树皮，同时减少分配给树干和树根的比例。在预估长白落叶松各组分生物量时，竞争是建立树木生物量模型的重要变量。本研究揭示了长白落叶松人工林的林木竞争机制，为准确估算森林生物量以及森林经营措施的制定提供了科学依据。

参　考　文　献

[1] Bazzaz F. Plant resource allocation[J]. Ecology, 1998, 79(2): 746−747.

[2] 高杰, 郭子健, 刘艳红. 北京松山不同龄级天然油松林生物量分配格局及其影响因子 [J]. 生态学杂志, 2016, 35(6): 1475−1480.
Gao J, Guo Z J, Liu Y H. Biomass allocation pattern and its influencing factors across natural Chinese pine forests of different ages in Songshan, Beijing[J]. Chinese Journal of Ecology, 2016, 35(6): 1475−1480.

[3] Zhou W S, Cheng X Q, Wu R, et al. Effect of intraspecific competition on biomass partitioning of *Larix principis-rupprechtii*[J]. Journal of Plant Interactions, 2018, 13(1): 1−8.

[4] 董利虎, 李凤日, 贾炜玮. 林木竞争对红松人工林立木生物量影响及模型研究 [J]. 北京林业大学学报, 2013, 35(6): 15−22.
Dong L H, Li F R, Jia W W. Effects of tree competition on biomass and biomass models of *Pinus koraiensis* plantation[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2013, 35(6): 15−22.

[5] 陈东升, 孙晓梅, 金英博, 等. 林龄和竞争对日本落叶松各组分生物量异速关系的影响 [J]. 生态学报, 2020, 40(3): 843−853.
Chen D S, Sun X M, Jin Y B, et al. Effects of stand age and competition on allometric relationships for biomass partitioning in *Larix kaempferi* plantation[J]. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(3): 843−853.

[6] 汪金松, 范秀华, 范娟, 等. 地上竞争对林下红松生物量分配的影响 [J]. 生态学报, 2012, 32(8): 2447−2457.
Wang J S, Fan X H, Fan J, et al. Effect of aboveground competition on biomass partitioning of understory Korean pine (*Pinus koraiensis*)[J]. Acta Ecologica Sinica, 2012, 32(8): 2447−2457.

[7] Lin Y, Huth F, Berger U, et al. The role of belowground competition and plastic biomass allocation in altering plant mass-density relationships[J]. Oikos, 2014, 123(2): 248−256.

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

[9] Men X L, Yue Y, Gu H Y, et al. Effects of tree competition on biomass allocation of stump and coarse roots of *Larix olgensis* of different site classes[J]. Forests, 2023, 14(7): 1431.

[10] Corona P, Ferrara A. Individual competition indices for conifer plantations[J]. Agriculture Ecosystems and Environment, 1989, 27(1−4): 429−437.

[11] 龙时胜, 曾思齐, 肖化顺, 等. 基于 Hegyi 改进模型的青冈栎次生林竞争分析 [J]. 林业资源管理, 2018(1): 50−56.
Long S S, Zeng S Q, Xiao H S, et al. Analysis on the competitive status of *Cyclobalanopsis glauca* secondary forest based on the improved Hegyi model[J]. Forest Resources Management, 2018(1): 50−56.

[12] Bhandari S K, Veneklaas E J, Mccaw L, et al. Individual tree growth in jarrah (*Eucalyptus marginata*) forest is explained by size and distance of neighbouring trees in thinned and non-thinned

plots[J]. Forest Ecology and Management, 2021, 494: 119364.

[13] Sun Z, Wang Y F, Pan L, et al. Hegyi competition index decomposition to improve estimation accuracy of *Larix olgensis* crown radius[J]. Ecological Indicators, 2022, 143: 109322.

[14] 宋天阳. 杉木径向生长随林龄变化及其对气候和竞争的响应 [D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2022.
Song T Y. Effects of competition and climate on monthly radial growth of *Cunninghamia lanceolata* trees at different stand ages[D]. Changsha: Central South University of Forestry and Technology, 2022.

[15] Weber P, Bugmann H, Fonti P, et al. Using a retrospective dynamic competition index to reconstruct forest succession[J]. Forest Ecology and Management, 2008, 254(1): 96−106.

[16] 潘磊. 长白落叶松人工林树冠形态及其与径向生长关系研究 [D]. 北京: 北京林业大学, 2021.
Pan L. Crown morphology and its relationship with radial growth of *Larix olgensis* plantation[D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2021.

[17] 徐建. 天目山针阔混交林竞争及其碳储量效应研究 [D]. 杭州: 浙江农林大学, 2014.
Xu J. Research on competition and carbon storage of conifer and broad-leaves mixed forest in Tianmu Mountain[D]. Hangzhou: Zhejiang A&F University, 2014.

[18] 李宜科, 赵成义, 杨瑞红. 准噶尔盆地南缘梭梭 (*Haloxylon ammodendron*) 群落种内竞争关系 [J]. 中国沙漠, 2016, 36(2): 335−341.
Li Y K, Zhao C Y, Yang R H. Intraspecific competition of *Haloxylon ammodendron* in the southern margin of Junggar Basin[J]. Journal of Desert Research, 2016, 36(2): 335−341.

[19] Enno U, Peter B, Matthias U. Analysing the effect of stand density and site conditions on structure and growth of oak species using Nelder trials along an environmental gradient: experimental design, evaluation methods, and results[J]. Forest Ecosystems, 2015, 3: 243−261.

[20] 惠刚盈, 胡艳波. 混交林树种空间隔离程度表达方式的研究 [J]. 林业科学研究, 2001, 14(1): 23−27.
Hui G Y, Hu Y B. Measuring species spatial isolation in mixed forests[J]. Forest Research, 2001, 14(1): 23−27.

[21] Mensah S, Kaka R G, Seifert T. Patterns of biomass allocation between foliage and woody structure: the effects of tree size and specific functional traits[J]. Annals of Forest Research, 2016, 59(1): 49−60.

[22] Xiao C W, Ceulemans R. Allometric relationships for below-and aboveground biomass of young Scots pines[J]. Forest Ecology and Management, 2004, 203(1−3): 177−186.

[23] Peichl M, Arain M A. Allometry and partitioning of above-and belowground tree biomass in an age-sequence of white pine forests[J]. Forest Ecology and Management, 2007, 253(1−3): 68−80.

[24] Kajimoto T, Matsuura Y, Osawa A, et al. Size-mass allometry and biomass allocation of two larch species growing on the continuous permafrost region in Siberia[J]. Forest Ecology and Management, 2006, 222(1−3): 314−325.

（责任编辑 范 娟
责任编委 张会儒）