

太白红杉单木胸径生长模型的研究

王孝安, 段仁燕, 王明利

(陕西师范大学生命科学院, 西安 710062)

摘要: 通过比较分析 4 种有代表性的植物竞争指数的预测效果, 选择较合适的指标构建太白红杉(*Larix chinensis*)的单木生长模型。研究表明: 包含对象木胸径、竞争木胸径及对象木与竞争木距离的 APA 指数能客观反映太白红杉群落植株间的竞争关系; 以近 2 年内胸径相对生长速率为因变量, 自身胸径大小和竞争强度为自变量, 通过回归分析建立的太白红杉单木生长模型具有较高的回归优度($r=0.916, P<0.05$), 表明该模型能很好地预测太白红杉的生长。

关键词: 太白红杉; 生存面积指数; 竞争指数; 生长模型

中图分类号: Q948.12⁺1

文献标识码: A

文章编号: 1000-470X(2005)02-0157-06

Study on DBH Increment Model of Individual Trees Growing for *Larix chinensis*

WANG Xiao-An, DUAN Ren-Yan, WANG Ming-Li

(College of Life Science, Shaanxi Normal University, Xi'an 710062, China)

Abstract: *Larix chinensis*, listed in *Chinese Plant Red Data Book*, is a typical endemic species in Qinling Mountain. It is the only tree species that structures the pure forest locates 2 600—3 600 m, which has special functions to conserve water, firm mountain stone and maintain water and soil at the timberline area. We present a model for predicting the diameter at breast height (DBH) growth of *L. chinensis*. Data for this study were collected in Taibai Mountain Natural Reserve, Shaanxi Province, China. Four samples of 40 m × 40 m were investigated and every plant was stem-mapped. Species, DBH, total height, and crown length were recorded for each tree that had reached a diameter of 5 cm at breast height. Area potentially available index (APA), reflecting objectively the competition and growth pattern of *L. chinensis*, was selected in this paper. Taking subjective DBH and competition index as independent variables and the two yearly DBH relative growth rate as dependent variable, the growth model was established with good regression result. The r -value was 0.916 and the P value was less than 0.05. The model can simulate and predict the growth for *L. chinensis* efficiently.

Key words: *Larix chinensis*; Area potentially available index; Competition index; Growth model

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。为有效地预测植物个体的生长, 科学工作者提出了一系列的预测模型, 其中基于个体的、空间明确的(spatial-explicit)生态模型已成为目前最流行、最成功的建模途径之一^[1]。这些模型通过引入小尺度上个体生理的、自然环境的以

及个体间作用的不同程度的细节来考察大尺度上的动态特征及其变化规律^[2]。植物生长模型是定量研究植物生长过程的有效手段, 它既可对植物生长作出现实的评价, 也可用来预估将来各测树因子的变化; 既是编制修订各种数表的基础, 也是森林经营中各种措施实施的依据。植物生长模型的研究, 一方面

收稿日期: 2004-06-25, 修回日期: 2004-11-22。

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30470324)。

作者简介: 王孝安(1953—), 男, 汉族, 教授, 博士, 主要从事植物生态学研究(E-mail: wangxa@snnu.edu.cn)。

可以分析群落中影响个体生长的相关因素,另一方面可以通过对不同物种生长速度的分析探讨群落演替过程中优势种间的相互关系,并揭示演替动力。因此,植物生长模型的研究不仅具有重要的理论意义,而且有一定的现实意义和应用价值。大量研究表明,影响个体生长的因素很多,其中以个体间的竞争作用最为重要,因为植物间的竞争作用是影响植物生长、形态变化和存活的主要因素之一^[3,4]。竞争意味着相邻竞争木的存在而使环境资源减少^[3],除竞争影响外,自身个体的大小和环境因子对植株的生长也起着很重要的作用^[4]。

太白红杉(*Larix chinensis*)是松科落叶松属红杉组的国家二级保护植物。仅分布于我国秦岭地区海拔2600~3600 m的地段,是该地区森林上线唯一可成林的树种,对高海拔地区的涵养水源、固石保土、维持生物多样性等发挥着极为重要的作用。近年来,随着对生物多样性保护的高度重视和保护生物学的迅速发展,太白红杉作为我国特有植物,且有趋危现象,已引起许多学者的关注,对其有关研究也已取得了一些重要进展^[5-7]。但由于太白红杉地理分布上的特点,受研究条件和方法的限制,对太白红杉的研究依然较少,而有关太白红杉生长模型的研究尚未见相关报道。笔者试图通过建立太白红杉单木生长模型,探讨影响太白红杉生长的主要因素,为其抚育更新、保护及经营管理提供理论依据。

1 研究区域自然概况

研究区域位于陕西太白山国家森林公园和太白山国家级自然保护区境内,地处33°49'30"~34°07'30"N,107°22'50"~107°51'30"E之间。秦岭是横贯陕西省中南部的一条东西走向的山脉。北坡陡峭,南坡平缓,主峰太白山海拔3767 m(拔仙台),是青藏高原以东我国大陆的最高峰,为黄河和长江两大水系的分水岭。北坡主要受西北大陆气候的影响,年均降雨量只有500~956 mm,年均温5.9~7.5℃,略显干燥。南坡主要受东南季风的影响,雨量较充沛,年均降雨量约800~1100 mm,年均温10.6~14.5℃。群落所在地段土壤为山地灰化棕壤,土层薄,呈酸性或弱酸性。太白山生长着林相整齐的太白红杉群落,并混交着一定数量巴山冷杉(*Abies fargesii*)、牛皮桦(*Betula platyphylla*)等^[5]。

2 研究方法

2.1 数据采集

为研究方便,在相同的生境条件下选取样方,以

尽可能地减少环境因子的效应。在全面考察太白红杉的分布状况、了解其群落各种特征的基础上,在太白山自然保护区药王殿附近,选取生境均匀一致(海拔3120~3200 m,坡向西坡、坡度5°,土壤厚约22 cm)的太白红杉群落样地4块,每个样地面积为40 m×40 m,在样地中进行逐株测定,记录胸径(diameter at breast height, DBH)大于5 cm植株的坐标值,同时测定胸径、树高、枝下高和冠幅等,分别编号。从每个样地的中部,随机选取对象木8~10株,用生长锥钻取年轮,固定于特制框架中,自然干燥后磨平表面,利用扫描仪扫描到计算机后,测定近两年胸径生长量。凡是处于样地边缘的植株,由于受到样地外其它植株的影响,不宜作为对象木,只能作为竞争木,因此主要在样地中部选择对象木。

2.2 竞争指数

一般用竞争指数来度量对象木周围竞争木的竞争强度。目前,有两类主要的竞争指数:依赖距离的竞争指数和不依赖距离的竞争指数^[8,9]。不依赖距离的竞争指数只需要测量相关的密度和相对大小,不需要对植株所在位置具体测量^[9]。植物非迁移性的特点决定了植株主要受其周围一定范围内其他植株的影响,所以应用较多的是依赖距离的竞争指数。其中主要有以下几种竞争指数(为简化对公式的说明,对公式中的符号作了统一处理):

(1) 根据植物大小来度量的竞争指数。大小度量常用对象木大小与竞争木大小之比来表示,最常见的是用胸径、树高、基部面积、生物量来估算其大小^[10,11],这是一种依赖距离衰退的竞争指标。Weiner^[12,13]、张大勇等^[3]、张跃西^[4]、洪伟^[14]等提出了许多根据大小来度量植株间竞争强度的公式^[3,4,12-14],其中用的较多的是张大勇等提出的改进模型:

$$I_1 = \sum_{j=1}^n D_j D_i^{-1} d_{ij}^{-1} \quad (1)$$

式中, D_j 为竞争木 j 胸径大小, D_i 为对象木 i 胸径大小, d_{ij} 为二者间的距离。张跃西^[4]根据生态学自疏原理提出了新的、有较强说服力的改进模型:

$$I_2 = \sum_{j=1}^n S_j^2 S_i^{-1} d_{ij}^{-2} \quad (2)$$

式中, S_j 为竞争木 j 的胸高断面积大小, S_i 为对象木 i 的胸高断面积大小, d_{ij} 为对象木 i 与竞争木 j 间的距离^[3]。

(2) 根据植物的生存空间来度量的竞争指数。Brown以对象木与竞争木之间连线中垂线围成的多边形面积代表植物生长可利用的生存空间面积,称为APA指数(area potentially available)^[15]。由于

该指数忽视了个体大小的差异, Moore 对 APA 指数进行了改进, 将对象木 i 和竞争木 j 之间生存空间分割方式以双方个体大小来加权^[16], 其公式为:

$$I_3 = \frac{D_i^2}{D_i^2 + D_j^2} d_{ij} \quad (3)$$

式中 d_{ij} 为对象木 i 与竞争木 j 之间生存空间分割点的距离, D 为胸径, 或总高度、高度与胸径的乘积以及高度与胸高断面面积的乘积作为加权因子^[17]。本研究中, D 为胸径大小。APA 指数描述的是一种与竞争压力相反的指标, 加权因子的引入是出于对竞争不对称性的考虑。在研究中, 常用下式计算对象木与竞争木之间空间的分配:

$$I_4 = \frac{D_i^2}{D_i^2 + D_j^2} d_{ij} \quad (4)$$

α 分别取 1、2、3 时, 对应的竞争指数分别为 I_{4-1} 、 I_{4-2} 和 I_{4-3} 。出于计算上的考虑, 通常把 APA 指数定义为以对象木为圆心, 按上式计算 I_4 (对象木与每个竞争木有一种空间的分配) 的平均值为半径, 计算其圆面积作为植物的生存空间。此外, 根据依赖密度的自疏规律, Spurr^[18] 考虑到对象木附近的局部密度, 提出了两种计算点密度的方法, 即考虑对象木自身和不考虑对象木自身两种情况。通常用的是考虑对象木自身大小的简化公式, 用其倒数形式表示其生存空间的大小:

$$I_5 = \frac{S}{\sum_{j=1}^n (S_j/2) + S_i} \quad (5)$$

式中 I_5 为竞争指数, S_j 为竞争木 j 的胸高断面面积大小, S_i 为对象木 i 的胸高断面面积大小, S 为对象木周围竞争木围成的多边形面积^[18]。

竞争指数 I_1 、 I_2 主要通过对对象木周围竞争状况进行直接度量来反映竞争强度的大小, 其值越大, 表明周围竞争木越多, 对象木受周围竞争木的抑制作用越明显, 其生长可能会因此而变得缓慢; 竞争指数 I_4 、 I_5 采用的是一种与此相反的指标, 主要通过对象木自身生存空间大小的度量来反映周围的竞争状况, 其值越大, 对象木的生存空间越大, 表明周围竞争木较少, 有利于自身的生长。从理论上讲, 二者存在一定的负关联, 也就是说, 竞争指数 I_1 、 I_2 和竞争指数 I_4 、 I_5 之间存在某种负关系。

2.3 数据分析处理

在太白红杉群落的调查中, 发现林窗半径一般在 6 m 左右, 树的平均高度一般为 10 m, 树冠半径约为 3~5 m。考虑到以前的研究结果和植物间对光及水分等生态因子的竞争作用, 以对象木周围半径

6 m 范围内的植株作为该对象木的竞争木。根据野外调查测定的每株植物的坐标数据, 在计算机上绘制植物分布图, 计测这些竞争木与相应对象木之间的距离, 根据方程(1)、(2)、(4)、(5)计算出各对象木的竞争强度。

3 结果与分析

3.1 竞争指数间的关系

为了解太白红杉竞争指数 I_1 、 I_2 与竞争指数 I_4 、 I_5 间的相互关系, 对这两个因素进行回归分析, 得到各自的回归方程(表 1), 其中自变量 x 表示前者(I_1 、 I_2), 因变量 y 表示后者(I_4 、 I_5)。

表 1 太白红杉竞争指数 I_1 、 I_2 与竞争指数 I_4 、 I_5 间的回归关系

Table 1 The regression correlation between competition index I_1 , I_2 and I_4 , I_5 for *L. chinensis*

竞争指数 Competition index	I_1	I_2
I_{4-1}	$y = -1.8252x + 20.733$ ($r = 0.66, P < 0.05$)	$y = -0.0024x + 15.3$ ($r = 0.42, P < 0.05$)
I_{4-2}	$y = -2.3796x + 25.146$ ($r = 0.58, P < 0.05$)	$y = -0.0049x + 18.45$ ($r = 0.46, P < 0.05$)
I_{4-3}	$y = -3.5588x + 30.695$ ($r = 0.71, P < 0.05$)	$y = -0.0065x + 20.483$ ($r = 0.59, P < 0.05$)
I_5	$y = -9.5576x + 213.52$ ($r = 0.23, P < 0.05$)	$y = -0.0698x + 197.05$ ($r = 0.25, P < 0.05$)

从表 1 中可以看出, 竞争指数 I_1 、 I_2 与竞争指数 I_4 、 I_5 间存在着一定程度的负相关, 但由于各指数的预测能力有很大的差别, 指数间的相关程度不同。但总体看来, I_1 与 I_{4-3} 间的相关程度较高。可见, 太白红杉生存空间大小与其受到的外界竞争强度有一定的关系, 太白红杉要在某一地方存活下去, 基本的、必要的生存空间应得到满足, 而扩大其自身空间的最好方法是控制周围的竞争强度。

3.2 竞争指数的选择

以太白红杉近两年胸径生长量(ΔD)表示太白红杉的生长速度, 以个体胸径的相对增长率($D' = \Delta D/D$)表示其相对生长速率, 采用胸径(D)和胸高断面面积(S)来度量对象木和竞争木的大小。为了解太白红杉竞争指数 x 与相对生长速率 y 间的相互关系, 对这两个因素进行回归分析, 得到各自的回归方程(表 2)。

从表 2 看出, 对象木的相对生长速率与竞争指数 I_1 、 I_2 呈负相关关系, 而与竞争指数(生存空间指数) I_4 、 I_5 呈正相关关系。结合表 1, 可以看出太白红杉植株间的竞争作用越强, 对象木的生存空间就越小, 竞争作用的结果导致了植株生长速率的下降。拟

合结果表明,相对其他的竞争指数而言,竞争指数 I_{4-3} 的拟合效果最好(表 2),但拟合优度依然不是很高($r=0.694$)。需要指出的是,有学者研究发现,竞争指数中的个体大小如采取其对数值可能会提高方程拟合的回归优度^[3,4],但本文比较分析发现,用原始值计算的竞争指数与个体相对生长速率间有更好的相关性。因此,下述讨论的竞争指数均为用个体大小原始值的计算结果。

表 2 太白红杉竞争指数与相对生长速率间的相互关系
Table 2 The correlation between competition index and relative growth rate of DBH for *L. chinensis*

竞争指数 Competition index	回归方程 Regression equations	
I_1	$y=-0.0052x+0.221$	$(r=0.532, P<0.05)$
I_2	$y=-1.6\times10^{-5}x+0.206$	$(r=0.487, P<0.05)$
I_{4-1}	$y=0.0008x+0.192$	$(r=0.525, P<0.05)$
I_{4-2}	$y=0.0006x+0.193$	$(r=0.595, P<0.05)$
I_{4-3}	$y=0.0002x+0.2$	$(r=0.694, P<0.05)$
I_5	$y=6\times10^{-5}x+0.183$	$(r=0.521, P<0.05)$

3.3 生长速率和个体大小的关系

影响植物生长的因素是多方面的,比如物种的生态习性、生态幅度、个体大小、立地条件以及周围竞争木的影响等^[3,4]。研究样方的设置是在相同的生境下,在建立模型时,可忽略立地因子的作用。此外,同种个体间基因的差异较小,而且在短时间内很难测定,在建立生长模型时也没有考虑其影响。大多研究表明,对象木自身的大小,对以后的生长有很大的影响^[4,17],但对太白红杉群落来讲,胸径的相对生长率与自身大小相关程度如何,以前无相关报道。本文对二者的关系进行了初步研究,回归分析表明二者存在较强的相关性($r=0.7607$)(图 1)。方程中, x 为对象木胸径的对数值, y 为对象木的相对增长率。

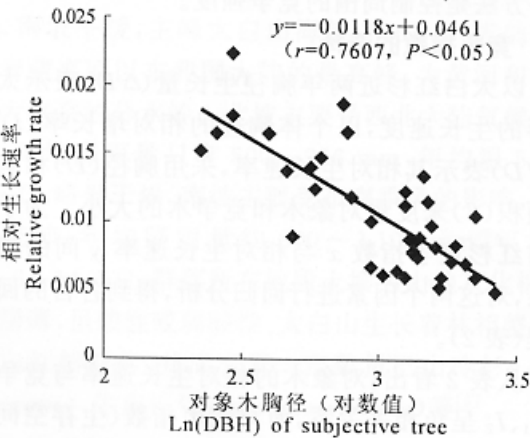


图 1 相对生长率与个体大小的回归方程
Fig. 1 The regression equation of the DBH and the relative growth rate of subject trees for *L. chinensis*

3.4 太白红杉单木生长模型的构建

对太白红杉的竞争状况和个体生长速率关系的研究表明(表 2),竞争指标对其生长有很重要的影响,因此在构建生长方程时,不仅要包括其自身大小,而且还应把竞争指数也作为影响生长的一个重要因素,一起对相对生长速率进行回归分析。竞争因子与其它因子常以加法^[19]或乘法^[20]相结合,但以乘法相结合的较多。本文采用乘法形式,构建太白红杉的单木生长方程。

$$\ln D' = aD + bD \times I + c \tag{6}$$

式中, a 、 b 为系数, c 为常数, D 为对象木的胸径, I 为邻体竞争强度,计算竞争强度 I 时采用回归优度相对较高的 I_{4-3} 。多元回归分析表明:综合考虑竞争指数和自身大小后,生长模型的拟合效果有了明显的提高($r=0.916$)。

$$\ln D' = -7.46 \times 10^{-2} D + 3.645 \times 10^{-4} D \times I - 3.235 \tag{7}$$

为了反映二者在生长模型中的重要性,比较分析了各自的偏相关系数。胸径和竞争指数与相对生长率的偏相关系数(分别以竞争指数和胸径作为控制变量)分别为-0.661 和 0.173,二者均达到显著性水平。可以认为,对太白红杉群落而言,个体大小和竞争对生长速率都有重要的影响,但个体大小的影响起主要作用。

4 讨论

4.1 竞争指数

植株间在资源利用方面的分享和争夺关系是影响植株生长的主要因素之一,而通常意义上的竞争指数并不是对这种关系的直接度量。同各种密度指标一样,竞争指数的实质是一种对样地结构的度量指标。与密度指标不同的是,竞争指数是对对象木周围的局部结构的数学描述,能够更精确地反映其周围局部结构的差异。对于单个植株而言,其生长与周围的局部结构是直接相关的,如果一个竞争指数能够通过竞争模型与对象木的生长建立密切的相关关系,就能成为对二者间竞争程度的一种间接度量^[21]。为研究方便,很多学者选用简单的竞争指数^[14,17],简单竞争指数的野外调查容易、计算量少、表现直观,而且这种竞争指数能反映两个性质:① 当对象木周围没有竞争木时,竞争强度为零,对象木的生存空间很大;② 当对象木与周围竞争木非常接近时,竞争强度很大,对象木的生存空间很小。关毓秀等^[22]按单木竞争指标在构造时是否包括了对象木、竞争木以及树木的位置这些决定竞争状态的因

素,把充分应用对象木和其环境信息的竞争指标称为完备型指标,把仅应用对象木信息或其环境信息构造的指标称为非完备型指标。关毓秀等^[22]认为,从理论基础和构造的完整性来看,以完备型竞争指标最好。目前,常用的简单的、完备型竞争指数很多^[8,9,14,17],但不同的竞争指数预测能力和效果不同,而选择适宜的竞争指标对建立单木生长模型起着至关重要的作用^[23]。从理论上讲,一个好的竞争指标不但要反映对象木周围所有的竞争信息(即包括全部竞争木),而且要排除一切干扰信息(即排除每一株非竞争木)。但由于研究目的和选择环境的差异,实际上竞争指标的选择很难完全满足以上要求^[24]。也有学者从生态学意义和可操作性上提出了衡量竞争指标优劣的标准,即竞争指标的构造具有一定的生理和生态学依据,对竞争状态的变化反应灵敏,并具有适时可测性或可估性,能准确地说明生长的变化,且构成因子容易测量,计算尽量简单^[22]。但这种衡量竞争指数优劣的标准很难操作。有研究证实,目前还没有对大多物种都适合的竞争指标,应根据研究对象和研究区域的环境状况选择合适的竞争指标^[8,9]。研究发现,虽然不同竞争指标存在着一定的关联,但各自的预测效果有很大的差异。就太白红杉而言,竞争指数 I_{43} 的预测效果最好,而其他的竞争指数相对较差。可见,在研究植株间竞争状况时,选择适宜的竞争指标很重要。如果选用的竞争指标不合理,可能会导致研究结果不准确。当然,如果能对不同的竞争指数进行比较分析,从中选择较合理的竞争指标,将为这一问题的解决提供更好的思路。

4.2 生长模型

生长是各种生物生理活动综合作用的结果,在植物生活史上具有重要的意义。虽然在植物的各个水平上都存在生长现象,但就种群生态学而言,单木或种群水平上的生长是值得深入研究的。科学工作者常通过建立生长模型来预测植株的生长,以往的生长模型主要包括单木模型和全林分模型两种^[21,24]。在林分或种群水平上对植株生长的整体模拟是假设所有个体与所有其它个体的相互作用是同质的,采用种群密度和平均大小来度量竞争动态^[25]。有研究者认为在群体水平分析竞争作用会掩盖大个体的作用效果^[12,13]。同时,还有学者认为植物的固着生长特性决定了对某一植株生长起主要作用的是邻近植株的影响。Huston^[26]认为研究个体水平的生长有两个优点:① 能直接反映遗传和环境影

响的变化;② 能够反映个体间的空间相互作用。对于木本植物而言,个体水平上的生长模型主要是与距离有关的竞争生长模型。植株单木生长一般分为高生长、胸径生长和材积生长。研究单株太白红杉的这些生长规律,可以再现太白红杉的生长历史,预测其发展前景,为太白红杉的人工栽植和自然保护区的管理提供科学依据。树干解析是研究单木生长过程的重要手段,对太白红杉这种数量较少的趋危植物,不可能按照一般的要求做解析木分析。因此,本文主要采用钻取年轮的方法测定近2年胸径的生长量,通过生长模型的建立,来阐述太白红杉单木生长规律。树木的大小是自身年龄和过去所经历的竞争环境作用的结果,而群落内过去的竞争格局由于植株个体的生长、枯死和幼苗的更新,与现在相比会有很大的变化,但是可以认为近期的生长是当前竞争作用的结果,采用植株近期的生长量作为因变量是合理的^[27]。因此,本文以近2年胸径相对生长速率作为因变量,以竞争指数和自身胸径大小作为自变量,通过回归分析来建立太白红杉单木生长模型是可行的。

4.3 生长模型的合理性分析

虽然所建立的生长模型有很高的回归优度($r=0.916$),但依然可能会有一些缺陷,考虑到其它一些因素的影响,我们认为这个模型是合理的。影响生长模型回归优度的主要因素有^[5]:① 太白红杉自身的生物学特性决定了其不同生长阶段生长速度的差异^[7]。此外,由于所处的恶劣生长环境使其生长异常缓慢,胸径年生长量很少,这很容易造成测量时的误差。② 环境条件与立地生境不可能完全均一^[5]。虽然样方的大环境基本保持一致,但在微环境方面可能依然存在着差异,而这些微环境对其生长也会有一定的影响。③ 人类活动及动物干扰、病虫害和气候条件的随机波动等因素。太白山开发为旅游区后,人类活动频繁、宗教迷信等活动都影响着太白红杉的生长。虽然其生长地点海拔较高,病虫害、动物干扰不太明显,但气候因子随机波动较明显。④ 竞争范围的确定与竞争木影响的相对性。虽然在以前的研究工作中,通过逐步扩大范围的方法大致确定了太白红杉的竞争木范围,但此方法也可能存在一些不足,在确定对象木的竞争范围时存在一定的误差。同样,竞争木会对对象木的生长造成一定的影响,但由于植株的可塑性表达,可能会降低这种竞争强度。

4.4 太白红杉的保护对策

太白红杉为我国秦岭的特有种,以有性繁殖为

主,且处于森林上线区域,基因资源特殊而珍贵,在科学研究和环境保护上意义重大。有研究表明^[28],该种群为阳性树种,能否存活下,常取决于是否有林窗的形成。如果没有林窗的形成,个体高度在达到母树树冠高度时,会因光照不足而死亡。通过对其单木生长模型研究发现,太白红杉的生长受自身及周围竞争木的竞争影响很大,如果在其个体较小时,受到很强的竞争影响,将导致其生存空间减小,严重影响其生长,甚至会出现生长停止现象。野外调查也发现同样的现象,样地内太白红杉幼苗很少,或即使有,也呈聚集分布于竞争强度较小的林窗周围。因此,对秦岭分布的太白红杉,特别是对较小径级的个体应采取相应的抚育管理措施,以就地保护为主,禁止人为破坏。也可适当间伐乔木层其他非保护树种,减少种内、种间竞争,为太白红杉种子萌发和幼苗更新创造良好条件^[6]。

参考文献:

- [1] Levin S A, Grenfell B, Hastings A, Perelson A S. Mathematical and computational challenges in population biology and ecosystems science [J]. *Science*, 1997, **275**: 334 - 343.
- [2] Grimm N B. Why link species and ecosystems? A perspective from ecosystem ecology [A]. In: Jones C G, Lawton J H eds. *Linking Species and Ecosystems* [M]. New York: Chapman & Hall, 1995. 5 - 15.
- [3] 张大勇, 赵松岭, 张鹏云. 青杉林演替过程中的邻体竞争效应及邻体干扰指数模型 [J]. *生态学报*, 1989, **9**(1): 53 - 59.
- [4] 张跃西. 邻体干扰指数模型的改进及其在营林中的应用 [J]. *植物生态学及地植物学学报*, 1993, **17**(4): 352 - 357.
- [5] 王志高, 王孝安, 肖媛萍. 太白红杉群落优势种的生态位研究 [J]. *西北植物学报*, 2003, **23**(10): 1780 - 1783.
- [6] 张文辉, 王延平, 康永祥, 刘祥君. 太白红杉种群结构与环境的关系 [J]. *生态学报*, 2004, **24**(1): 41 - 47.
- [7] 王孝安, 王志高, 肖媛萍. 太白红杉生殖年龄及其影响因素分析 [J]. *西北植物学报*, 2004, **24**(5): 855 - 858.
- [8] Biging G S, Dobberty M. Evaluation of competition indices in individual tree growth models [J]. *Forest Sci*, 1995, **41**: 360 - 377.
- [9] Biging G S, Dobberty M. Comparison of distance-dependent competition measures for height and basal area growth of individual conifer trees [J]. *Forest Sci*, 1992, **38**: 695 - 720.
- [10] Martin G L, Ekar. A comparison of competition measure and growth models for predicting plantation red pine diameter and height growth [J]. *Forest Sci*, 1984, **30**: 731 - 743.
- [11] Opie J E. Predictability of individual tree growth using various definitions of competing basal area [J]. *Forest Sci*, 1968, **14**(3): 313 - 323.
- [12] Weiner J. A neighborhood model of annual-plant interference [J]. *Ecology*, 1982, **63**: 1237 - 1241.
- [13] Weiner J. Neighborhood interference amongst *Pinus rigid* individuals [J]. *J Ecol*, 1984, **72**: 183 - 185.
- [14] 洪伟. 邻体干扰指数通用模型及其应用 [J]. *植物生态学报*, 1997, **21**(2): 149 - 154.
- [15] Brown G S. Point Density in Stems Per Acre [M]. New Zealand: New Zealand Forest Research Notes, 1965. 38.
- [16] Moore J A, Budelsky C A, Schlesinger C. A new index representing individual tree competitive status [J]. *Can J Forest Res*, 1973, **3**: 495 - 500.
- [17] 张泽浦, 方精云, 蒋诚. 邻体竞争对植物个体生长速率和死亡概率的影响: 基于日本落叶松实验的研究 [J]. *植物生态学报*, 2000, **24**(3): 340 - 345.
- [18] Spurr S H. A measure of point density [J]. *Forest Sci*, 1962, **8**: 85 - 96.
- [19] Daniels R F, Burkhardt H E, Clason T R. A comparison of competition measures for predicting growth of loblolly pine trees [J]. *Can J Forest Res*, 1986, **16**: 1230 - 1237.
- [20] Manrubia S C, Sole R V. Self-organized criticality in rainforest dynamics [J]. *Chaos, Solitons & Fractals*, 1996, **7**: 523 - 541.
- [21] 吴巩固, 王政权. 水曲柳落叶松人工混交林中树木个体生长的竞争效应模型 [J]. *应用生态学报*, 2000, **11**(5): 646 - 650.
- [22] 关毓秀, 张守攻. 竞争指标的分类及评价 [J]. *北京林业大学学报*, 1992, **14**(4): 1 - 8.
- [23] 雷相东, 李希菲. 混交林生长模型研究进展 [J]. *北京林业大学学报*, 2003, **25**(3): 105 - 110.
- [24] 封磊, 洪伟, 吴承祯, 蓝斌. 天然黄山松竞争指标及林分竞争生长模型的研究 [J]. *江西农业大学学报(自然科学版)*, 2002, **24**(2): 251 - 254.
- [25] Miller T E, Weiner J. Local density variation may mimic effects of asymmetric competition on plants size variability [J]. *Ecology*, 1989, **70**: 1188 - 1191.
- [26] Huston M A, Deangelis D L, Post W. New competition models unite ecological theory [J]. *Bioscience*, 1988, **38**: 682 - 691.
- [27] Weiner J. How competition for light and nutrients affects size variability in *Ipomoea tricolor* populations [J]. *Ecology*, 1986, **67**: 1425 - 1427.
- [28] 闫桂琴, 赵桂仿, 胡正海, 岳明. 秦岭太白红杉种群结构与动态的研究 [J]. *应用生态学报*, 2001, **12**(6): 824 - 828.