

DOI: 10.5846/stxb202001280179

曹小玉, 李际平, 赵文菲, 委霞, 庞一凡. 基于结构方程模型分析林分空间结构对草本物种多样性的影响. 生态学报, 2020, 40(24): 9164-9173.

Cao X Y, Li J P, Zhao W F, Wei X, Pang Y F. Effects of stand spatial structure on herbaceous species diversity in forests based on structural equation modeling. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(24): 9164-9173.

基于结构方程模型分析林分空间结构对草本物种多样性的影响

曹小玉^{1,2,*}, 李际平^{1,2}, 赵文菲¹, 委霞¹, 庞一凡¹

1 中南林业科技大学林学院, 长沙 410004

2 南方森林资源经营与监测国家林业与草原局重点实验室, 长沙 410004

摘要: 林分空间结构的改变直接影响林下草本物种的多样性。以针叶纯林、针阔混交林和常绿阔叶林为研究对象, 采用结构方程模型研究了林分空间结构对林下草本物种多样性的影响, 并探讨了林分水平空间结构、垂直空间结构以及林木竞争态势对林下草本物种多样性的影响的相对重要性。结果表明, 林分水平空间结构对林下草本的物种多样性指数和物种均匀性指数均存在极显著的影响 ($P < 0.001$), 影响系数高达 0.96 和 0.89, 对林下草本物种丰富度存在显著影响 ($P < 0.01$), 影响系数为 0.22; 林分垂直空间结构对林下草本丰富度和物种均匀性指数均存在极显著的影响 ($P < 0.001$), 影响系数分别为 0.86 和 0.43, 对林下草本物种多样性指数存在显著影响 ($P < 0.01$), 影响系数为 0.16; 林木竞争指数与林下草本丰富度和物种多样性指数也均存在极显著的影响 ($P < 0.001$), 但影响系数较小, 分别为 -0.47 和 -0.30, 而对林下草本物种均匀性指数未达到显著影响作用 ($P > 0.05$), 影响系数仅为 -0.04。整体上看, 林分水平空间结构、垂直空间结构和林木竞争态势均对林下草本物种多样性有较强的影响作用, 但从影响系数看, 林分水平空间结构的影响作用最大, 垂直空间结构次之, 林木竞争态势的影响作用最小。因此, 欲维持或改善林下草本物种多样性, 应采取调整林分水平空间结构为主, 垂直空间结构调整为辅, 并适当降低林木竞争程度的综合经营措施。

关键词: 林分; 空间结构; 草本物种多样性; 结构方程模型

Effects of stand spatial structure on herbaceous species diversity in forests based on structural equation modeling

CAO Xiaoyu^{1,2,*}, LI Jiping^{1,2}, ZHAO Wenfei¹, WEI Xia¹, PANG Yifan¹

1 College of Forestry, Central South University of Forestry & Technology, Changsha 410004, China

2 Key Laboratory of State Forestry & Grassland Administration on Forest Resources Management and Monitoring in Southern Area, Changsha 410004, China

Abstract: Changes in stand spatial structure affect herbaceous species diversity in forests. Our goal was to explore the relationship between stand spatial structure and herbaceous species diversity in the understory of forests and provide optimum conditions for maintaining and improving herbaceous species diversity in the forest understory. In this study, the effects of stand spatial structure on herbaceous species diversity were investigated in pure coniferous forests, mixed broadleaved and coniferous forests, and evergreen broadleaved forests. The contributions of stand spatial horizontal structure, vertical structure, and individual trees competition to the herbaceous species diversity were estimated. Results showed that the stand horizontal structure had a significant effect on the species diversity and species evenness of herbaceous species ($P < 0.001$), with influence coefficients of 0.96 and 0.89, respectively. The stand horizontal structure significantly affected herbaceous species richness ($P < 0.01$) with an influence coefficient of 0.22. The stand vertical structure had a

基金项目: 湖南省教育厅重点科学研究项目 (19A518); 湖南省自然科学基金面上项目 (2018JJ2673); 中南林业科技大学人才引进项目 (2016YJ075)

收稿日期: 2020-01-28; 网络出版日期: 2020-11-05

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: cxy7723@aliyun.com

significant effect on species diversity and species evenness ($P < 0.001$) and species richness ($P < 0.01$), with influence coefficients of 0.86, 0.43, and 0.16, respectively. Individual tree competition had a significant effect on species richness and species diversity ($P < 0.001$) with influence coefficients of -0.47 and -0.30 , respectively. However, the competition of individual trees had no significant influence on species evenness ($P > 0.05$), and the corresponding influence coefficient was -0.04 . Our results indicated that the herbaceous species diversity within the studied forests was primarily affected by the horizontal spatial structure of the stand, followed by the vertical spatial structure of the stand, and finally, individual tree competition in the studied forests, although these three stand structure variables had strong correlations with herbaceous species diversity. The study suggested that to maintain or improve the herbaceous species diversity in forests, comprehensive forest management should be adopted to mainly adjust the stand horizontal spatial structure. Additionally, regulated stand vertical spatial structure and appropriate reductions in the degree of individual tree competition in the forests should be included.

Key Words: stand; spatial structure; herbaceous species diversity; structural equation model

森林物种多样性直接影响着森林生态系统的结构稳定性和功能复杂性,维持森林物种多样性是培育健康、稳定、高效的森林生态系统的关键。草本层作为森林生态系统的重要组成部分,是影响森林生态系统乔木层幼苗更新、土壤层养分循环及防止水土流失的重要因素^[1-2]。然而林下草本物种多样性的维持在很大程度上依赖于乔木层林木的空间结构。这是因为上层乔木的空间结构决定着林下光照、土壤养分条件、土壤质地和凋落物性质的综合差异,进而显著地影响着林下草本的物种多样性^[3-5]。但林分空间结构包含众多指标,到底是林分水平空间结构对林下草本物种多样性影响大?还是垂直空间结构影响作用大?或是林木的竞争的态势影响作用大?目前尚不清楚,还有待进一步研究。因此研究林分空间结构对林下草本物种多样性的影响具有重要的理论意义。

目前,国内外学者已对影响森林生态系统林下植被物种多样性的因素及推动力进行了不少研究,但这方面的研究大都集中在林分非空间结构因子或环境因子对林下植被的影响^[6-8],而针对林分空间结构对林下植被物种多样性的研究却很少,朱光玉等基于湖南栎类天然林 49 块样地的实测数据,采用 Pearson 相关分析和多元线性逐步回归分析研究了林分空间结构对林下灌木物种多样性的影响^[9]。曹小玉等^[2]采用灰色关联度分析方法研究了亚热带 3 种典型林分空间结构对林下草本物种多样性的影响。但这些一对一的直接关系研究,无法考察因变量的关系且缺少整体的视角,从而掩盖了林分空间结构影响林下草本物种多样性的真实机理^[10-12]。因此,选择科学的统计方法来研究林分空间结构对林下草本物种多样性的影响来说至关重要。结构方程模型作为一种多变量统计方法,它能同时处理多个因变量^[13-16]。与传统的统计方法相比较,它不仅能揭示各影响因子之间的相互关系及影响强度,而且能对整体模型的适配度进行检验,从而可以帮助我们更全面地了解林分空间结构对林下草本物种多样性影响的真实机理^[17]。到目前为止,结构方程模型研究方法已在教育领域、心理学领域、经济管理领域得到了广泛应用^[18-20],其他学科领域的研究也很多,比如社会行为、职业意识等^[21-23]。然而它在林学领域的应用却比较少^[24]。特别是在林分空间结构对林下草本物种多样性影响研究方面的应用还未看到。基于此,本文以针叶纯林、针阔混交林和常绿阔叶林为研究对象,基于 56 个样地的实测数据,用混交度和角尺度表征林分水平空间结构,用林层指数和开敞度表征林分的垂直空间结构,用 Hegyi 竞争指数表征林木的竞争态势,采用结构方程模型研究林分空间结构对林下草本物种多样性的影响。试图通过分析林分空间结构对林下草本物种多样性的影响关系,揭示林分水平空间结构、垂直空间结构和林木竞争态势对林下草本物种多样性变异的相对重要性,以为维持或改善林下草本物种多样性提供结构化经营建议。

1 材料与方 法

1.1 研究区概况

平江县位于湖南省东北部。地处 113°11′—114°9′E, 23°25′—29°6′N。全县土地总面积约 41.14 万 hm^2 , 其中林地面积约 28.80 万 hm^2 , 全县森林覆盖率 64%。是湖南省的重点林业县。县境气候属大陆性季风气候区, 东亚热带向北亚热带过渡气候带。年平均气温 16.8℃, 年积温 6185.3℃, 年平均降水量 1450.8 mm, 雨量和水热充足, 适宜多种树木生长。

1.2 数据来源

2019 年 7—8 月份, 采取典型取样法分别在湖南省平江县福寿林场和芦头林场, 选择立地条件基本一致的针叶纯林、针阔混交林和常绿阔叶林(表 1) 分别设置了 16 块、19 块和 22 块 20 m×30 m 的矩形样地, 一共 56 块样地。采用相邻网格法将每块样地分割 6 个 10 m×10 m 的小样方作为乔木层调查单元, 调查因子为小样方内每株树木的树种、相对坐标(x, y)、胸径、树高、平均冠幅等基本测树因子。在每个样地四角和中心地带设置 5 个 1 m×1 m 草本层调查小样方, 调查记录草本层的物种名称、物种数量、物种高度和盖度。

1.3 研究方法

1.3.1 林分空间结构单元的确定

本文采用 4 株木法确定林分空间结构单元。为避免以边界木为对象木的相邻木落在样地之外从而影响林分空间结构指数的计算, 在 20 m×30 m 样地四周设置了 3 m 的带状缓冲区以消除边界影响。

1.3.2 空间结构指数的计算

本文采用林分空间结构指数混交度、角尺度、林层指数、开敞度和 Hegyi 竞争指数 5 个林分空间结构指标来分析林分的空间结构。混交度用来反应林分树种隔离程度^[25], 角尺度用来映林分林木的水平空间分布格局^[26], 林层指数用来反映林分的林层多样性^[27], 开敞度用来反映林分林木的透光条件^[28], Hegyi 竞争指数用来反映林分林木的竞争态势^[29]。

1.3.3 物种多样性指标的计算

本文采用物种丰富度(S)、物种多样性指数和均匀度指数来分析林下草本物种多样性水平。其计算公式如下:

$$\text{Simpson 多样性指数} \quad D = 1 - \sum_{i=1}^s p_i^2 \quad (1)$$

$$\text{Simpson 均匀性指数} \quad J_D = (1 - \sum_{i=1}^s p_i^2) / (1 - \frac{1}{S}) \quad (2)$$

$$\text{Shannon-Wiener 多样性指数} \quad H = - \sum_{i=1}^s p_i \ln p_i \quad (3)$$

$$\text{Pielou 均匀度指数} \quad J_H = (- \sum_{i=1}^s p_i \ln p_i) / \ln S \quad (4)$$

式中, p_i 为草本第 i 种的个体数占所有种的个体总数的比例, S 为所在样地内草本物种种类的总数。

1.3.4 结构方程模型的构建

结构方程模型包括测量模型和结构模型两部分。测量模型是建立潜变量(无法观测变量)与外显变量(观测变量)之间关系的模型, 其表达式如下:

$$X = \Lambda_x \xi + \delta \quad Y = \Lambda_y \eta + \varepsilon \quad (5)$$

式中: X 为外源指标组成的向量, Y 为内生指标组成的向量; ξ 为外源潜变量组成的向量, η 内生潜变量组成的向量。 Λ_x 是外源指标在外源潜变量上的因子负荷矩阵, 即为反映外源指标与外源潜变量之间关系强弱程度的系数矩阵; Λ_y 是内生指标在内生潜变量上的因子负荷矩阵, 即为反映内生指标与内生潜变量之间关系强弱程度的系数矩阵; δ 和 ε 为外源指标与内生指标的测量误差。

表 1 各林分类型基本情况

| 林分类型 Stand type | 主要树种 Main tree species | 胸径 DBH/cm | 树高 Height/m | 平均密度 Density/ (茎/hm ²) | 海拔 Altitude/m | 坡度 Slope/(°) | 草本层主要物种 Main species of herbaceous layer | 样地数 Amount of plots |
|---|--|--------------|----------------|--|------------------|-----------------|--|---------------------------|
| 针叶纯林 Coniferous pure forest | 杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i> | 1.9—20.4 | 2.3—14.9 | 3629 | 549 | 13 | 竹叶草 <i>Oplismenus compositus</i> 、 野青茅 <i>Deyeuxia arundinacea</i> 、 寒莓 <i>Rubus buergeri</i> 、山姜 <i>Alpinia japonica</i> 、等 | 8 |
| 针阔混交林 Broad-leaved and coniferous mixed forest | 马尾松 <i>Pinus massoniana</i> | 2.2—21.6 | 2.5—15.2 | 3419 | 625 | 16 | 铁芒萁 <i>Dicranopteris linearis</i> 、 淡竹叶 <i>Lophatherum gracile</i> 、 血水草 <i>Eomecon chionantha</i> 、 麦冬 <i>Ophiopogon japonicus</i> 、 竹叶草 <i>Oplismenus compositus</i> 等 | 7 |
| | 马尾松 <i>Pinus massoniana</i> 、 鹿角杜鹃 <i>Rhododendron latoucheae</i> 、 杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i> 、 锥栗 <i>Castanea henryi</i> 、 变叶树参 <i>Dendropanax proteus</i> 、 赤叶杨 <i>Alniphyllum fortunei</i> 等 | 3.8—42.8 | 4.1—19.6 | 198 | 603 | 18 | 铁芒萁 <i>Dicranopteris linearis</i> 、 蕨状苔草 <i>Carex filicina</i> 、 淡竹叶 <i>Lophatherum gracile</i> 、 竹叶草 <i>Oplismenus compositus</i> 、 十字苔草 <i>Carex cruciata</i> 、 麦冬 <i>Ophiopogon japonicus</i> 等 | 10 |
| | 杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i> 、 油桐 <i>Vernicia fordii</i> 、 枫香 <i>Liquidambar formosana</i> 、 青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i> 、 亮叶桦 <i>Betula luminifera</i> 等 | 1.9—28.6 | 3.1—13.8 | 820 | 523 | 15 | 芒草 <i>Miscanthus sinensis</i> 、 一年蓬 <i>Erigeron annuus</i> 、 铁芒萁 <i>Dicranopteris linearis</i> 、 金星蕨 <i>Parathelypteris glanduligera</i> 、 博落回 <i>Macleaya cordata</i> 、 淡竹叶 <i>Lophatherum gracile</i> 、 尾叶那藤 <i>Stauntonia urophylla</i> 、 七星莲 <i>Viola diffusa</i> 等 | 9 |
| 常绿阔叶林 Evergreen broad- leaved forest | 甜槠 <i>Castanopsis cyrei</i> 、 青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i> 、 桃叶石楠 <i>Photinia prunifolia</i> 、 华南桂 <i>Cinnamomum austrosinense</i> 、 黄檀 <i>Dalbergia hupeana</i> 等 | 25.1—79.8 | 8.9—25.2 | 173 | 623 | 17 | 芒萁 <i>Dicranopteris linearis</i> 、 过路黄 <i>Lysimachia christinae</i> 、 金毛狗脊 <i>Cibotium barometz</i> 、 十字苔草 <i>Carex cruciata</i> 、 大血藤 <i>Sargentodoxa cuneata</i> 、 林泽兰 <i>Eupatorium lindleyanum</i> 、等 | 10 |
| | 甜槠 <i>Castanopsis cyrei</i> 、 鹿角杜鹃 <i>Rhododendron latoucheae</i> 、 锥栗 <i>Castanea henryi</i> 、 青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i> 、 马银花 <i>Rhododendron ovatum</i> 等 | 4.58—25.67 | 3.5—15.1 | 256 | 593 | 19 | 狗脊 <i>Cibotium barometz</i> 、 聚花过路黄 <i>Lysimachia congestiflora</i> 、 十字苔草 <i>Carex cruciata</i> 、 双蝴蝶 <i>Tripterospermum chinense</i> 、 黑莎草 <i>Gahnia tristicis</i> 等 | 12 |

DBH: 胸径 Diameter at breast height

结构模型是反映潜变量间因果关系的模型,其表达式如下:

$$\eta = B\eta + \Gamma\xi + \zeta \tag{6}$$

式中: η 为内生潜变量, B 为内生潜变量之间关系的结构系数矩阵; Γ 为内生潜变量与外源潜变量之间关系的结构系数矩阵, ξ 为外源潜变量; ζ 为结构模型中干扰因素或残差值。

本研究在构建结构方程模型前,用 Z-score 方法对原始数据进行标准化处理,并利用方差膨胀因子(VIF)检验法删去了存在多重共性的变量。最终将林分垂直空间结构、林分水平空间结构作为外源潜变量,将角尺度和混交度作为林分水平空间结构的可测变量,将林层指数和开敞度作为垂直空间结构的可测变量。将草本物种多样性指数和草本物种均匀性指数作为内生潜变量,将草本 Simpson 多样性指数和 Shannon-Wiener 多样性指数作为草本物种多样性指数的可测变量,将草本 Simpson 均匀性指数和 Pielou 均匀性指数作为草本物种均匀性指数的可测变量,并将草本物种丰富度和林木竞争指数作为独立变量加入模型,构建了林分空间结构对林下草本物种多样性影响的概念模型(见图 1)。

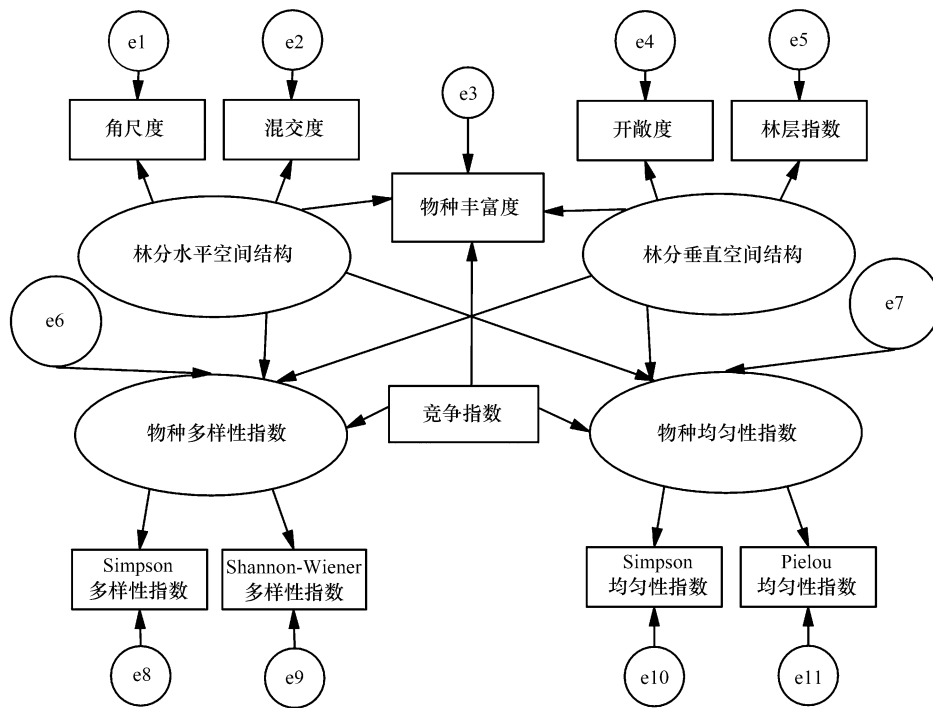


图 1 林分空间结构对林下草本物种多样性影响的概念模型

Fig.1 Conceptual model representing hypothesized relationships between stand spatial structure and herbaceous species diversity

1.3.5 模型的适配度检验

为了确定最佳结构方程模型,本研究采用绝对适配统计量卡方自由度比 χ^2/df (Chi square degrees of freedom)、绝对适配度统计量适配度指数(goodness-of-fit index, GFI)和标准化残差均方和平方根(standardized root mean square residual, SRMR)对模型进行适配度检验。 χ^2/df 介于 1—3 之间表示模型适配度良好。GFI 的数值介于 0—1 间,其数值愈接近 1,表示模型的适配度愈佳,一般的判别标准为 GFI 值大于 0.90,表示模型的路径图与实际数据有良好的适配度。SRMR 值介于 0—1 间,其数值愈大表示模型的适配度愈差,其值为 0 时,表示模型有完美的适配度,一般而言,模型适配度可接受的范围为其值在 0.05 以下。通过比较结构方程模型的 χ^2/df 、CFI 和 SRMR 的值,可以确定适配度最佳的模型。结构方程模型的构建及检验均使用 AMOS 24.0 完成。

2 结果与分析

2.1 林分空间结构

从表 1 可以看出研究区不同森林类型的林分混交度为 0.116—0.7875, 差异显著, 变异系数为 44.984%, 平均混交度为 0.4466, 接近中度混交, 说明林分混交度较好, 树种隔离程度较优。角尺度为 0.3098—0.39571, 差异较小, 变异系数为 5.794%, 平均角尺度为 0.3538, 接近随机分布状态, 是比较理想的分布状态。竞争指数为 3.5709—8.1469, 差异较大, 变异系数为 23.279%, 平均竞争指数为 5.7701。林层指数为 0.2261—0.7052, 差异显著, 变异系数为 32.563%, 平均林层指数为 0.4445, 与参照木不在同一林层的邻近木株数接近邻近木总株数的一半, 林分的垂直生长空间利用较好。开敞度为 0.4102—1.2184, 差异显著, 变异系数为 33.161%, 平均开敞度为 0.6706, 林分的生长空间基本充足。

表 2 林分空间结构指标基本特征统计量

Table 2 Basic statistics for indicators of stand spatial structure

| 林分空间结构 Stand spatial structure | 均值±标准误 Mean±SE (n=56) | 中位数 Median | 最小值 Minimum | 最大值 Maximum | 标准差 SD | 变异系数 Coefficients of variation/% |
|-----------------------------------|-----------------------------|---------------|----------------|----------------|-----------|--|
| 混交度 Mingling degree | 0.4466±0.0268 | 0.4510 | 0.1116 | 0.7875 | 0.2009 | 44.984 |
| 角尺度 Uniform angle index | 0.3538±0.0027 | 0.3536 | 0.3098 | 0.3971 | 0.0205 | 5.794 |
| 竞争指数 Competition index | 5.7701±0.1794 | 5.4633 | 3.5709 | 8.1469 | 1.3432 | 23.279 |
| 开敞度 Open degree | 0.6707±0.0292 | 0.6640 | 0.4102 | 1.3184 | 0.2184 | 32.563 |
| 林层指数 Storey index | 0.4445±0.0197 | 0.4424 | 0.2261 | 0.7052 | 0.1474 | 33.161 |

2.2 草本物种多样性

从表 2 可以看出, 研究区不同森林类型的林下草本物种丰富度、Simpson 多样性指数、Shannon-Wiener 多样性指数、Simpson 均匀性指数和 Pielou 均匀性指数差异显著, 其值分别为 9—22、0.5392—0.9572、1.4164—3.2976、0.5806—0.9873 和 0.5367—0.9488。其中物种丰富度和 Shannon-Wiener 多样性指数变异程度较大, 变异系数分别为 31.358% 和 19.162%, 其它 3 个指标变异程度较小, 变异系数都在 10% 左右。

表 3 草本物种多样性基本特征统计量

Table 3 Basic statistics for indicators of herbaceous species diversity

| 物种多样性指标 Species diversity index | 均值±标准误 Mean±SE (n=56) | 中位数 Median | 最大值 Maximum | 最小值 Minimum | 标准差 SD | 变异系数 Coefficients of variation/% |
|--|-----------------------------|---------------|----------------|----------------|-----------|--|
| 物种丰富度 Species richness | 23.0357±0.9653 | 22 | 36 | 9 | 7.2236 | 31.358 |
| Simpson 多样性指数 Simpson diversity index | 0.8818±0.0114 | 0.9117 | 0.9572 | 0.5392 | 0.0851 | 9.651 |
| Shannon-Wiener 多样性指数 Shannon-Wiener diversity index | 2.600±0.0667 | 2.6291 | 3.2976 | 1.4164 | 0.4982 | 19.162 |
| Simpson 均匀性指数 Simpson evenness index | 0.9229±0.0116 | 0.9603 | 0.9873 | 0.5806 | 0.0866 | 9.384 |
| Pielou 均匀性指数 Pielou uniformity index | 0.8378±0.0130 | 0.8742 | 0.9488 | 0.5367 | 0.0971 | 11.590 |

2.3 林分空间结构对林下草本物种多样性的影响

模型的适配度检验结果显示 χ^2/df 的值为 1.896、CFI 为 0.979、SRMR 为 0.039, 说明构建的结构方程模型与数据的适配度较高, 模型拟合基本理想。测量模型显示所有测量指标载荷均达到统计显著(表 3)。其中在林分水平空间结构上载荷量最大的为混交度(0.80); 在林分垂直空间结构上载荷量最大的为开敞度(0.94); 在物种多样性指数上载荷量最大的为 Shannon-Wiener 多样性指数(0.95); 在物种均匀性指数上载荷量最大的

为 Pielou 均匀度指数(0.95)。

表 4 结构方程模型中各测量指标因子载荷

Table 4 Loads on measured variables of structural equation model

| 潜变量 Latent variables | 测量指标 Measured indicators | 指标负荷量 Indicator loading | 信度系数 Reliability coefficient | 测量误差 Measurement errors |
|--------------------------------------|-----------------------------|----------------------------|---------------------------------|----------------------------|
| 外生潜变量 Exogenous latent variables | 混交度 | 0.80 | 0.64 | 0.36 |
| | 角尺度 | 0.58 | 0.34 | 0.66 |
| | 开敞度 | 0.94 | 0.88 | 0.12 |
| | 林层指数 | 0.81 | 0.66 | 0.34 |
| 内生潜变量 Endogenous latent variables | Simpson 多样性指数 | 0.92 | 0.85 | 0.15 |
| | Shannon-Wiener 多样性指数 | 0.95 | 0.90 | 0.10 |
| | Simposn 均匀性指数 | 0.93 | 0.86 | 0.14 |
| | Pielou 均匀性指数 | 0.95 | 0.90 | 0.10 |

而结构模型显示林分水平空间结构和林分垂直空间结构均对林下草本物种丰富度、物种多样性指数和物种均匀性指数均有显著的影响($P < 0.01$) (表 3, 图 2)。其中林分水平空间结构对林下草本物种多样性指数和物种均匀性指数均有极显著影响($P < 0.001$), 路径系数分别达到 0.96 和 0.89; 而对林下草本物种丰富度只有显著影响($P < 0.01$), 路径系数为 0.22。相比林分水平空间结构, 林分垂直空间结构对林下草本物种丰富度和物种均匀性指数有极显著影响($P < 0.001$), 路径系数分别达到 0.86 和 0.43, 而对林下草本物种多样性指数只达到显著影响($P < 0.01$), 路径系数为 0.16。林分竞争指数对林下草本物种丰富度、物种多样性指数和物种均匀性指数均为负的影响作用, 其中林分竞争指数对林下草本物种丰富度和物种多样性指数均达到极显著影响($P < 0.001$), 路径系数分别为 -0.47 和 -0.30; 而对林下草本物种均匀性指数未达到显著影响($P > 0.05$), 路径系数为 -0.04。

表 5 基于结构方程模型林下草本物种多样性的总标准效应

Table 5 Total standardized effects on understory herbaceous species diversity based on the structural equation models

| 解释变量 Explanatory variables | 物种丰富度 Species richness | 物种多样性指数 Species diversity index | 物种均匀性指数 Species evenness index |
|---|---------------------------|------------------------------------|-----------------------------------|
| 林分水平空间结构 Stand horizontal spatial structure | 0.22 ** | 0.96 *** | 0.89 ** |
| 林分垂直空间结构 Stand vertical spatial structure | 0.86 *** | 0.16 ** | 0.43 *** |
| 竞争指数 competition index | -0.47 *** | -0.30 *** | -0.04 |

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$

3 讨论

探索林分结构与林下植被物种多样性的关系已成为林学领域研究的一个热点问题, 了解林下植被物种多样性的驱动因素对揭示林下植被物种多样性的形成和维持机制意义重大^[30-31], 大量的研究表明, 林分空间结构对林下草本物种多样性的影响, 不仅归因于林分水平空间结构, 还依赖于林分垂直空间结构和林木的竞争态势, 但其对林下草本物种多样性的相对重要性仍不明确, 值得进一步研究^[32-33]。本研究用混交度和角尺度表征林分水平空间结构, 用林层指数和开敞度表征林分的垂直空间结构, 用 Hegyi 竞争指数表征林木的竞争态势, 探讨了林分水平空间结构, 垂直空间结构以及林木竞争态势对林下草本物种多样性的影响的相对重要性。研究结果显示林分水平空间结构极显著地影响林下草本的物种多样性指数和物种均匀性指数($P < 0.001$), 这与前人朱光玉、黎芳等的研究结论基本一致。朱光玉等^[9]研究发现湖南栎类天然次生林林下灌木的物种多样性和物种均匀性都随着乔木层林木混交度的变大而随之增大。黎芳等^[34]研究也发现飞播马尾松林林下灌木和草本的 Shannon-Wiener 指数都受乔木层林分角尺度和混交度的显著影响($P < 0.05$)。这可能

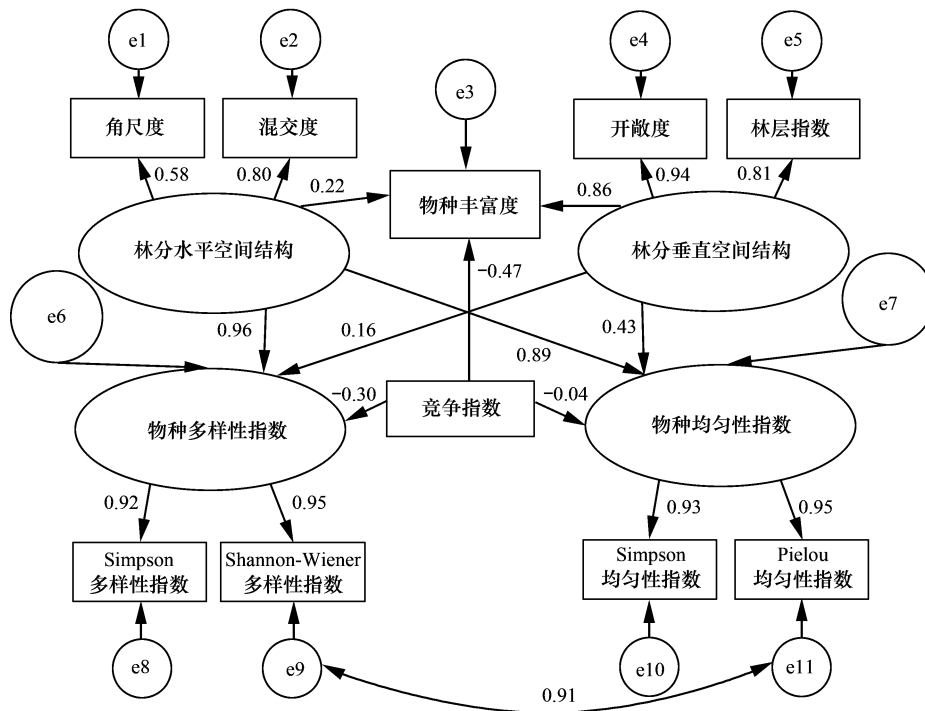


图 2 林分空间结构影响林下草本物种多样性的路径图

Fig.2 Final results of full model for relationships between stand spatial structure and herbaceous species diversity

是表征林分水平空间结构的混交度和角尺度直接影响着林下草本生长的微环境和水平分布格局所致。一方面多树种混交的林分,各树种在生态位上相互抑制,降低了林木的竞争程度,为林下草本的生长释放了营养空间^[35];同时不同树种在地表积累的丰富凋落物和纵横交错、深浅不一的根系显著地增强了土壤养分的归还和循环能力,改善了林下草本生长的土壤条件^[36]。另一方面,乔木层林木的水平分布格局(角尺度)直接影响着林内林窗面积的大小和位置,而林窗内草本的数量、种类及其分布的均匀程度均受林窗面积和位置的影响,研究发现小林窗内的草本层受灌木屏障作用较小,接受的光照强度适中,生长旺盛,而大林窗光照强度太大,林窗内水分减少,影响了草本对资源的利用效率,反倒不利于草本层的生长^[37]。

研究结果显示林分垂直空间结构极显著地影响林下草本丰富度和物种均匀性指数($P < 0.001$)。这可能是表征林分垂直空间结构的林层指数和开敞度直接影响着林下光照、热量、水分、土壤、风速等一系列草本生长的环境^[38]。一方面,乔木层的林木开敞度直接影响着林下有效光强度,从而在一定程度上决定着林下耐荫草本、需光量大的非耐荫草本及其普通草本的成活率,进而影响着林下草本的物种丰富^[39]。另一方面,乔木层的林层结构决定着林下光斑位置和林木的蒸腾作用强度,枝繁叶茂、冠层重叠交错的林层结构,会使林分内光斑位置更均匀,林木的蒸腾作用更强。均匀的光斑位置会使林下草本的物种均匀度指数随之增加,较强的林木蒸腾作用会使林地内更易形成丰富的枯枝落叶,能增加土壤中的有机质和肥力,更有利于林下草本层的生长^[40-41]。

研究也同时发现林分竞争指数对林下草本丰富度和物种多样性有极显著的负影响作用($P < 0.001$)。这可能是由于激烈的林木竞争会导致的林分营养空间和生活空间的不足,从而必然引起林下草本种内和种间的激烈竞争,导致林下草本物种丰富度和多样性减少。前人研究也发现,林木竞争主要发生在相邻木之间,表现为相邻木对竞争单元范围内光资源、土壤资源和水资源等的竞争,竞争水平高的林木存在排斥效应,加剧了林下草本在有限光照环境和水肥条件下的劣势地位,导致部分草本植物被竞争淘汰,从而使林下草本的物种多样性降低^[42-43]。

从系统论的观点看,只有保持优良的林分空间结构,才能使森林生态系统功能得到较好的发挥,森林结构化经营与管理本质就是从复杂现象中探讨林分空间结构对林分功能的直接或间接影响关系,提出理想的林分空间结构模式,实现森林多功能经营^[44]。自然森林是一个复杂的自然系统,描述林分空间结构对林分功能的影响关系时,不能单靠一对一的简单关系来直接描述,更要注重林分空间结构间的相互关系和林分空间结构影响林分多功能过程间的相互作用,并分析多个过程的影响因子和变化趋势,才能科学的揭示林分空间结构对林分功能的影响机理^[45]。相比传统的统计方法,结构方程模型在解决生态系统耦合关系问题上具有强大能力和优势,它通过容易量化的可测变量来估计无法直接测量的潜变量,进而揭示潜变量的相互关系,并通过直接作用和间接作用描述这种相互关系,为揭示林分空间结构影响林分多功能的复杂关系提供独特的整体视角^[46]。研究表明结构方程模型能够从整体上直观地反映林分空间结构对林下草本的物种多样性的影响。结构方程模型不仅定量描述了林分水平空间结构、林分垂直空间结构和林木竞争态势对林下草本物种丰富度、物种多样性和物种均匀性的影响,也直观地展现了其影响路径,整体上比较科学地揭示了林分空间结构对林下草本物种多样性的复杂作用。但结构方程模型对样本数量要求较高,在社会科学领域需要成百上千的样本数量,来提升模型的拟合度^[47],因此,在后续研究中,需要继续增加研究样地的数量,以弥补样本数量不足的缺陷。

4 结论

林分的水平空间结构、林分垂直空间结构和林分林木竞争指数均对林下草本的物种多样有显著的影响作用。但林分水平空间结构与林分垂直空间结构与林下草本物种多样性指数均呈正相关,而林木竞争指数却与林下草本物种多样性指数均呈负相关,且三者对同一物种多样性指标的影响程度也存在差异,林分水平空间结构更好地解释了林下草本物种多样性指数和均匀度指数的变异;林分垂直空间结构更好地解释了林下草本丰富度和物种均匀度指数的变异,而林木竞争指数却更好地解释了林下草本物种丰富度和物种多样性指数的变异。从影响系数看,林分水平空间结构的影响作用最大,垂直空间结构次之,林木竞争态势的影响作用最小。因此,欲维持或改善林下草本物种多样性,应采取调整林分水平空间结构为主,垂直空间结构调整为辅,并适当降低林木竞争程度的综合经营措施。

参考文献 (References):

- [1] Gilliam F S, Turrill N L, Adams M B. Herbaceous-layer and overstory species in clear-cut and mature central appalachian hardwood forests. *Ecological Applications*, 1995, 5(4): 947-955.
- [2] 曹小玉, 李际平, 委霞. 亚热带典型林分空间结构与林下草本物种多样性的差异特征分析及其关联度. *草业科学*, 2019, 36(10): 2466-2475.
- [3] Barbier S, Gosselin F, Balandier P. Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved—A critical review for temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management*, 2008, 254(1): 1-15.
- [4] Capellessio E S, Scrovnoski K L, Zanin E M, Hepp L U, Bayer C, Sausen T L. Effects of forest structure on litter production, soil chemical composition and litter - soil interactions. *Acta Botanica Brasiliica*, 2016, 30(3): 329-335.
- [5] Sabatini F M, Jiménez-Alfaro B, Burrascano S, Blasi C. Drivers of herb-layer species diversity in two unmanaged temperate forests in northern Spain. *Community Ecology*, 2014, 15(2): 147-157.
- [6] Cook J E. Structural effects on understory attributes in second-growth forests of northern Wisconsin, USA. *Forest Ecology and Management*, 2015, 347: 188-199.
- [7] 崔静, 黄佳健, 陈云明, 曹阳, 王琳琳. 黄土丘陵区人工柠条林下草本植物物种多样性研究. *西北林学院学报*, 2018, 33(3): 14-20.
- [8] 朱媛君, 杨晓晖, 时忠杰, 刘艳书, 张晓. 林分因子对张北杨树人工林林下草本层物种多样性的影响. *生态学杂志*, 2018, 37(10): 2869-2879.
- [9] 朱光玉, 徐奇刚, 吕勇. 湖南栎类天然次生林林分空间结构对灌木物种多样性的影响. *生态学报*, 2018, 38(15): 5404-5412.
- [10] 袁帅, 付和平, 武晓东, 兴安, 甘红军, 岳秀贤. 基于结构方程模型分析荒漠啮齿动物优势种对不同放牧干扰的响应. *生态学报*, 2017, 37(14): 4795-4806.
- [11] Mouchet M A, Villéger S, Mason N W H, Mouillot D. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 2010, 24(4): 867-876.
- [12] 温纯, 金光泽. 功能多样性对典型阔叶红松林生产力的影响. *植物生态学报*, 2019, 43(2): 94-106.

- [13] Anderson J C, Gerbing D W. Structural equation modeling in practice: a review and recommended two-step approach. *Psychological Bulletin*, 1988, 103(3): 411-423.
- [14] Laughlin D C, Abella S R, Covington W W, Grace J B. Species richness and soil properties in *Pinus ponderosa* forests: a structural equation modeling analysis. *Journal of Vegetation Science*, 2007, 18(2): 231-242.
- [15] 程开明. 结构方程模型的特点及应用. *统计与决策*, 2006, (10): 22-25.
- [16] 周涛, 鲁耀斌. 结构方程模型及其在实证分析中的应用. *工业工程与管理*, 2006, 11(5): 99-102.
- [17] Grace J B, Allain L, Allen C. Factors associated with plant species richness in a coastal tall-grass prairie. *Journal of Vegetation Science*, 2000, 11(3): 443-452.
- [18] Carpenter P J, Scanlan T K, Simons J P, Lobel M. A test of the sport commitment model using structural equation modeling. *Journal of Sport and Exercise Psychology*, 1993, 15(2): 119-133.
- [19] Eysenck H J. Creativity and personality: suggestions for a theory. *Psychological Inquiry*, 1993, 4(3): 147-178.
- [20] Zaheer A, McEvily B, Perrone V. Does trust matter? Exploring the effects of interorganizational and interpersonal trust on performance. *Organization Science*, 1998, 9(2): 141-159.
- [21] Torrance E P. Healing qualities of creative behavior. *Creative Child and Adult Quarterly*, 1978, 3(3): 146-158.
- [22] Pavot W, Diener E, Colvin C R, Sandvik E. Further validation of the satisfaction with life scale: Evidence for the cross-method convergence of well-being measures. *Journal of Personality Assessment*, 1991, 57(1): 149-161.
- [23] Feist G J, Barron F X. Predicting creativity from early to late adulthood: intellect, potential, and personality. *Journal of Research in Personality*, 2003, 37(2): 62-88.
- [24] 王西石, 储诚进. 结构方程模型及其在生态学中的应用. *植物生态学报*, 2011, 35(3): 337-344.
- [25] 惠刚盈, 胡艳波. 混交林树种空间隔离程度表达方式的研究. *林业科学研究*, 2001, 14(1): 23-27.
- [26] 惠刚盈, Von Gadow K, Albert M. 角尺度——一个描述林木个体分布格局的结构参数. *林业科学*, 1999, 35(1): 37-42.
- [27] 吕勇, 臧颢, 万献军, 邓志昂, 李建军. 基于林层指数的青桐混交林林层结构研究. *林业资源管理*, 2012, (3): 81-84.
- [28] 汪平, 贾黎明, 魏松坡, 王奇峰. 基于 Voronoi 图的侧柏游憩林空间结构分析. *北京林业大学学报*, 2013, 35(2): 39-44.
- [29] 关玉秀, 张守攻. 竞争指标的分类及评价. *北京林业大学学报*, 1992, 14(4): 1-8.
- [30] Ingerpuu N, Vellak K, Liira J, Pärtel M. Relationships between species richness patterns in deciduous forests at the north Estonian limestone escarpment. *Journal of Vegetation Science*, 2003, 14(5): 773-780.
- [31] 张勇强, 李智超, 厚凌宇, 宋立国, 杨洪国, 孙启武. 林分密度对杉木人工林下物种多样性和土壤养分的影响. *土壤学报*, 2020, 57(1): 239-250.
- [32] 黎芳, 潘萍, 臧颢, 欧阳勋志, 宁金魁, 郭丽玲. 赣南马尾松林分多功能经营空间结构优化模型研究. *西南林业大学学报*, 2017, 37(6): 141-147.
- [33] 樊雨时. 青海典型人工林林分结构特征因子对林下植物多样性的影响[D]. 北京: 北京林业大学, 2019.
- [34] 黎芳, 潘萍, 宁金魁, 赖国桢, 欧阳勋志, 徐辉, 郭丽玲, 吴自荣, 易祖滨. 飞播马尾松林分空间结构对林下植被多样性的影响. *东北林业大学学报*, 2016, 44(11): 31-35, 40-40.
- [35] 雷相东, 唐守正, 李冬兰, 陈宝升, 张则路. 影响天然林下层植物物种多样性的林分因子的研究. *生态学杂志*, 2003, 22(3): 18-22.
- [36] 黄勇来. 枫香与不同树种混交林的培肥土壤功能. *浙江林学院学报*, 2006, 23(5): 497-500.
- [37] 崔宁洁, 张丹桔, 刘洋, 张健, 杨万勤, 欧江, 张捷, 宋小艳, 殷睿. 马尾松人工林不同大小林窗植物多样性及其季节动态. *植物生态学报*, 2014, 38(5): 477-490.
- [38] Ediriweera S, Singhakumara B M P, Ashton M S. Variation in canopy structure, light and soil nutrition across elevation of a Sri Lankan tropical rain forest. *Forest Ecology and Management*, 2008, 256(6): 1339-1349.
- [39] Alem S, Pavlis J, Urban J, Kucera J. Pure and mixed plantations of *Eucalyptus camaldulensis* and *Cupressus lusitanica*: their growth interactions and effect on diversity and density of undergrowth woody plants in relation to light. *Open Journal of Forestry*, 2015, 5(4): 375-386.
- [40] 黄润霞, 贾小容, 刘婷, 吴卓翎, 徐明锋, 苏志尧. 亚热带生态公益林冠层结构与林下辐射动态. *西北林学院学报*, 2020, 35(1): 28-36.
- [41] Kathke S, Bruehlheide H. Gap dynamics in a near-natural spruce forest at Mt. Brocken, Germany. *Forest Ecology and Management*, 2010, 259(3): 624-632.
- [42] Grime J P. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature*, 1973, 242(5396): 344-347.
- [43] Potvin C, Dutilleul D. Neighborhood effects and size-asymmetric competition in a tree plantation varying in diversity. *Ecology*, 2009, 90(2): 321-327.
- [44] 陈明辉, 惠刚盈, 胡艳波, 张弓乔, 张岗岗, 刘瑞红, 杨瑗铭, 赵中华, 王海宾. 结构化森林经营对东北阔叶红松林森林质量的影响. *北京林业大学学报*, 2019, 41(5): 19-30.
- [45] 徐炜, 马志远, 井新, 贺金生. 生物多样性与生态系统多功能性: 进展与展望. *生物多样性*, 2016, 24(1): 55-71.
- [46] Jonsson M, Wardle D A. Structural equation modelling reveals plant-community drivers of carbon storage in boreal forest ecosystems. *Biology Letters*, 2010, 6(1): 116-119.
- [47] 荣泰生. *AMOS 与研究方法*. 重庆: 重庆大学出版社, 2009: 18-36.