DOI: 10.20103/j.stxb.202303220551

张泽鑫,蔡有柱,赵丽娟,左亚凡,林莎,贺康宁.祁连山东部森林林分结构和环境因素对草本物种多样性的影响.生态学报,2024,44(5):2089-2099.
Zhang Z X,Cai Y Z,Zhao L J,Zuo Y F,Lin S,He K N.Effects of stand structure and environmental factors on understory herbaceous plant diversity in eastern Qilian Mountains.Acta Ecologica Sinica,2024,44(5):2089-2099.

祁连山东部森林林分结构和环境因素对草本物种多样性的影响

张泽鑫[1],蔡有柱[2],赵丽娟[2],左亚凡[1],林 莎[1],贺康宁[1,*]

1 北京林业大学,北京 100101

2 大通回族土族自治县宝库林场,青海 810100

摘要:林下草本物种多样性在维持西北干旱与半干旱地区的生态系统服务功能方面起着重要作用,探究其相关影响因素,可为祁连山东部地区的人工生态公益林的可持续经营提供理论基础。选取位于祁连山东部地区的针叶纯林、阔叶纯林、针叶混交林、针阔混交林(人工林)为研究对象,在相关性分析的基础上构建草本物种多样性的多因素参数预测模型和结构方程非参效应模型,探究多重因素(林分空间结构、林分非空间结构、环境因子)间的关系以及对林下草本物种多样性的影响程度。结果表明:(1)针阔混交林中林下草本的科、属、种数量最多。(2)平均胸径、平均树高、角尺度、混交度、大小比、坡度与草本物种多样性呈显著性相关($P<0.05$)。(3)平均胸径是影响林下草本 Simpson 多样性指数的关键因子;坡度是影响林下草本 Shannon-Wiener 多样性指数的关键因子;角尺度、混交度是影响 Pielou 均匀性指数的关键因子;平均胸径、平均树高是影响物种丰富度的关键因子。(4)结构方程非参效应模型显示林分结构是影响草本物种多样性的关键因子($P<0.001$),环境因子是影响草本物种多样性的重要因子($P<0.05$)。因此,在后续森林植被恢复措施中,应当着重考虑林分的空间结构,形成随机分布的异龄复层混交林,以增加光合利用效率并遵循生态位互补理论,从而提高草本多样性。

关键词:草本物种多样性;结构方程模型;林分结构;环境因子

Effects of stand structure and environmental factors on understory herbaceous plant diversity in eastern Qilian Mountains

ZHANG Zexin[1],CAI Youzhu[2],ZHAO Lijuan[2],ZUO Yafan[1],LIN Sha[1],HE Kangning[1,*]

1 *Beijing Forestry University*,*Beijing* 100101,*China*

2 *Datong Hui Tu Autonomous County Baoku Forest Farm*,*Qinghai* 810100,*China*

Abstract: Understory herbaceous species diversity plays an important role to maintain ecosystem services in arid and semi-arid areas of northwest China. Exploring its related influencing factors can provide a theoretical basis for the sustainable management of artificial ecological public welfare forests in the eastern Qilian Mountains. In this study, coniferous pure forest, broadleaf pure forest, coniferous and broad mixed forest and mixed coniferous forest (planted forest) located in the eastern Qilian Mountains were selected as the research objects, and a multivariate parameter prediction model and structural equation non-parametric effect model of herbaceous species diversity were constructed on the basis of correlation analysis. The relationship between multiple factors (stand spatial structure, stand non-spatial structure, and environmental factors) and the degree of influence on the diversity of understory herbaceous species were explored. The results showed that: (1) among them, the number of Coniferous and broad-leaved mixed forest species was the largest, with a total of 132 species in

基金项目:低效退化天然白桦林林分结构调整和功能提升技术研究与示范项目(2022-SF-160)

收稿日期:2023-03-22; **网络出版日期**:2023-12-11

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: hkn@bjfu.edu.cn

129 genera in 39 families. And in the coniferous and broad-wide mixed forest, *Elymus dahuricus*, *Lolium perenne*, *Fragaria vesca*, *Carex spp.* are the dominant species. (2) Pearson correlation analysis was indicating that mean diameter at breast height, mean tree height, angle index, mingling degree, neighborhood comparison, and slope were significantly correlated with herbaceous species diversity ($P<0.05$). (3) Multivariate parameter prediction model for herbaceous species diversity was indicating that the diameter at breast height was the key factor influencing the Simpson diversity index. Slope was a key factor influencing the Shannon-Wiener diversity index. Angle index and mingling degree were the key factors affecting Pielou's diversity index. Mean diameter at breast height and mean tree height were the key factors affecting richness. (4) The structural equation of herbaceous species diversity was not effect-based model indicating that stand structure was the key factor influencing herbaceous species diversity ($P<0.001$), and environmental factors were important factors influencing herbaceous species diversity ($P<0.05$). Among them, angular scale and mingling degree were the main stand spatial structural factors affecting the diversity of herbaceous species, the mean tree height and mean breast diameter were the main stand non-spatial structural factors affecting the diversity of herbaceous species, and Slope was a major environmental factor affecting the diversity of herbaceous species. Moreover, slope not only had a direct effect on herbaceous species diversity, but also has an indirect effect by affecting stand structure. Therefore, in the subsequent forest vegetation restoration measures, the spatial structure of forest stands should be considered to form randomly distributed heterogeneous multi-layer mixed forests to increase photosynthetic use efficiency and follow the theory of niche complementarity, so as to improve herbaceous diversity.

Key Words: herbaceous plant diversity; structural equation model; Stand structure; Environmental factors

祁连山地区是我国西北地区重要的生态屏障,同时也是我国生物多样性保护的关键区。祁连山东部现存的大面积人工林多起源于 20 世纪 80 年代,21 世纪初中国林业开始分类经营,西北大面积的人工林被划归为生态公益林。由于林业经营理念缺乏科学指导,不合理的林分结构导致林下草本丰富度低,严重影响了生物多样性,难以充分发挥其生态功能[1]。生物多样性是人工林生态系统服务功能提升、优化的关键,而林下草本因其较高的物种丰富度、与乔木层的紧密关系在维持生物多样性中发挥着独特作用[2]。目前,众多学者围绕林分结构因子、环境因子对草本物种多样性进行了大量的研究[3—5]。但这些仅考虑了草本物种多样性与单因素的直接关系[6—7]。而草本物种多样性不仅受多种因素的综合影响而且各因素间存在交互作用。因此,为确保人工林可持续经营管理,探究草本物种多样性与林分结构、环境因子之间的关系是亟待解决的问题。

针对复杂条件影响下的草本物种多样性的变化,采用科学合理的方法至关重要。多元逐步回归方程可以将诸多影响因素作为自变量,建立多因素参数预测模型对因变量进行预测[9]。结构方程模型可以克服多重线性关系,建立非参数效应模型,同时处理多个因子间的复杂关系[10]。从多重交互的角度,将二者方法进行结合,既有多因素参数预测模型,又有非参效应模型,可以更加全面的预测草本物种多样性与多因素之间的关系并且揭示各因素对草本物种多样性的综合效应,对促进人工林的可持续经营具有重要意义。

金禅沟小流域、塔尔沟小流域、甘沟小流域是祁连山地区退耕还林的典型区域,很多生态公益林在原有耕地的基础上按照等间等距营造,经历了 20 余年,封禁管理其间缺乏抚育管理、林分结构调整,难以自然正向演替,甚至引起退化,导致其草本物种多样性匮乏,生态系统服务功能无法得到充分发挥[1]。基于此,本文以祁连山东部林区的针叶林、阔叶林、针阔混交林、针叶混交林为研究对象,试图通过建立草本物种多样性的多因素参数预测模型和结构方程非参效应模型,全面探究影响草本物种多样性的主要驱动因素,进而提出相对应的调整策略,为祁连山东部地区物种多样性保护和人工林可持续经营提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于青海省祁连山东部(36°30′—39°05′N,98°05′—101°46′E),涉及到西宁市大通县、海东市互助

县、海北藏族自治州祁连县和门源县 4 个行政区域,地处青藏高原和黄土高原的交界处,属于大陆性高原气候,是典型的干旱半干旱区,海拔 1870—3616m。年平均降水量 419mm,主要集中在 7、8、9 三个月,占到了全年总降水的 60%以上。草本主要有披碱草(*Elymus dahuricus*)、野草莓(*Fragaria vesca*)等[1]。乔木树种主要有祁连圆柏(*Sabina przewalskii*)、青海云杉(*Picea crassifolia*)。土壤类型以栗钙土、灰褐土为主,且有机质含量高,土壤水分充足,物种多样性丰富。

1.2　样地设置与调查

在 2021 年 6 月—2022 年 9 月在祁连山东部的三个小流域(金禅沟小流域、塔尔沟小流域、甘沟小流域)开展调查,选取阴坡的针叶纯林、阔叶纯林、针阔混交林、针叶混交林 4 种典型森林类型作为研究对象,分别设置了 26、24、18、23 块 20m×20m 的样地(为消除边缘效应,设置 4m 宽的缓冲区)[8]。在样方内每木检尺并测量样地内树种的树高(m)、胸径(cm)、冠幅(cm)、坐标(x,y)等林分结构指标,记录样地的坡度(°)、海拔(m)等立地指标;采用五点取样法在样地内设置 5 个 1m×1m 的草本样方(如图 1 所示),并记录样方内部草本种类、数量用以计算草本物种多样性。各样地特征值见表 1。

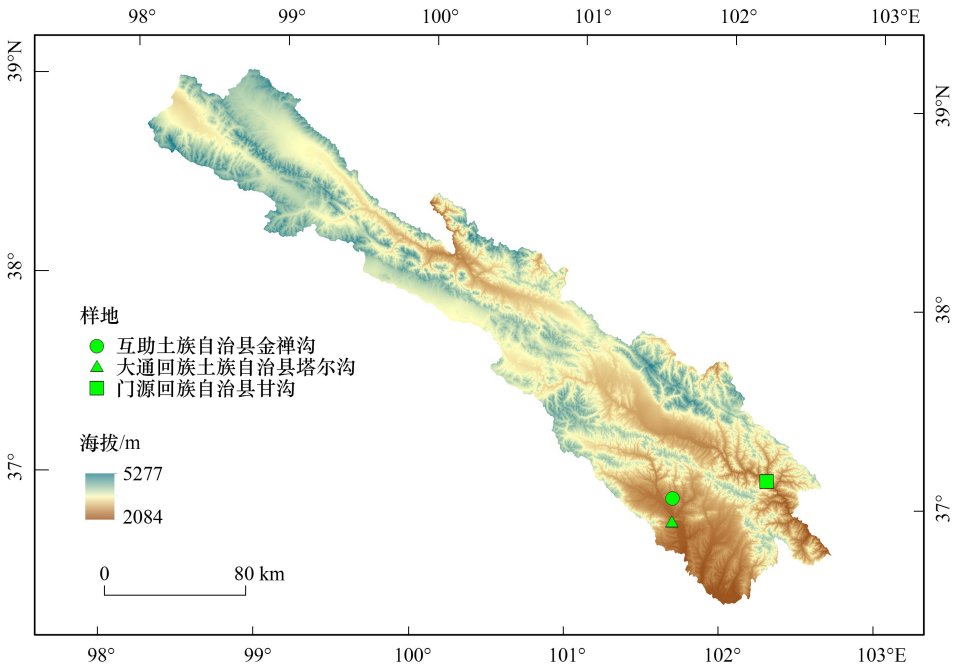

图 1　样地地理位置图

Fig.1　Study Location

1.3　研究方法

1.3.1　指标测定

参考前人的研究结果[11—12],结合祁连山东部林区的实际情况,从林分非空间结构、林分空间结构、环境因子 3 个方面选取 12 个指标,其中林分空间结构选取了角尺度、大小比、混交度指标;林分非空间结构选取了平均胸径、平均树高、林分密度、林龄指标;环境因子选取了海拔、坡度、土壤厚度、腐殖质厚度、土壤含水量指标。物种多样性有两个层面:区域内的物种的丰富度和物种分布的均匀度[7]。故采用物种丰富度指数 S、物种多样性指数(Shannon-Wiener 多样性指数、Simpson 多样性指数、Pielou 均匀性指数)来表示草本物种多样性。

(1)林分空间结构

采用 ArcGIS 中邻域分析的泰森多边形生成 Voronoi 图[13]。

大小比数(U_i):用于描述林分林木大小分化程度,它指的是邻近木大于对象木的株数占最近邻近木总

数的比例[14]。表达式为:

$$U_{ij} = \frac{1}{n}\sum_{j=1}^{n} K_{ij} \quad (1)$$

其中,$K_{ij}=\begin{cases}1, \text{当第 } j \text{ 株最近邻近木大于对象木}\\ 0, \text{否则}\end{cases}$,$U_{ij}$为林木大小比数、$K_{ij}$为第 i 株对象木的大小比数、n 为林分对象木总数。

表 1 样地基本情况

Table 1 Basic information of the plot

林分类型 Forest types	主要树种 Tree species	基本特征 Basic characteristics	均值 Mean	范围 Range	标准差 Standard deviation	变异系数 Coefficient
针叶纯林	云杉	林分密度/(株/hm²)	1771.88	347.00—3438	825.25	46
Coniferous pure forest	圆柏	平均胸径 DBH/cm	11.52	0.70—24.26	11.53	36
	油松	平均树高 H/cm	4.65	0.70—19.04	12.23	32
	落叶松	海拔/m	2562.50	2104.00—2674	258.68	9
		坡度 Slop/(°)	6.45	0.00—50	23.21	28
		郁闭度	0.67	0.60—0.70	15.10	25
阔叶纯林	白桦	林分密度/(株/hm²)	1083.33	1000.00—1175	87.80	8
Broadleaf pure forest		平均胸径 DBH/cm	16.04	12.96—20.04	2	22
		平均树高 H/cm	9.75	8.28—11.78	1.81	18
		海拔/m	2886.66	2880.00—2900	11.54	1
		坡度 Slop/(°)	27.67	24.00—33	4.73	17
		郁闭度	0.69	0.63—0.70	16.31	24
针阔混交林	云杉: 红桦	林分密度/(株/hm²)	997.78	174.00—2778	357.78	36
Coniferous and broad	云杉: 白桦	平均胸径 DBH/cm	17.38	2.56—28.16	67.00	38
mixed forest		平均树高 H/cm	11.58	1.67—19.39	4.95	42
		海拔/m	2710.22	2463.00—2930	162.73	5
		坡度 Slop/(°)	24.92	0.00—45	10.04	41
		郁闭度	0.66	0.61—0.72	14.90	26
针叶混交林	云杉: 落叶松	林分密度/(株/hm²)	1479.5	1188.00—1771	412.2	27
Mixed coniferous		平均胸径 DBH/cm	17.79	16.37—19.21	2	11
forest		平均树高 H/cm	17.96	15.59—20.33	3.35	18
		海拔/m	3037.5	3035.00—3040	15.72	1
		坡度 Slop/(°)	20.5	16.00—25	6.36	31
		郁闭度	0.7	0.65—0.73	18	29

混交度(M_i):用于描述林分树种间的隔离程度,指的是与对象木树种不同的邻近木株数占最近邻近木总数的比例[15]。表达式为:

$$M_{ij} = \frac{1}{n}\sum_{j=1}^{n} V_{ij} \quad (2)$$

其中,$V_{ij}=\begin{cases}1, \text{当第 } j \text{ 株最近邻近木与对象木不属于同种树木}\\ 0, \text{否则}\end{cases}$,$M_{ij}$为林分混交度、$V_{ij}$为第 i 株对象木的混交度、n 为林分对象木的总数。

$$W_{ij} = \frac{1}{n}\sum_{j=1}^{n} Z_{ij} \quad (3)$$

W_{ij}为林分角尺度、Z_{ij}为第 i 株对象木的角尺度、n 为林分对象木的总数,角尺度(W_i):用于描述林分林木个体水平地面上的分布格局,它指的是对象木与相邻两株邻近木所成的夹角 α 小于标准角 α_0 占所有邻近木与对象木夹角的比例[16]。表达式为:

其中，$Z_{ij}=\begin{cases}1,\text{当第}j\text{个夹角}\alpha\text{小于标准角}\alpha_0\\0,\text{否则}\end{cases}$，$\alpha_0=\frac{360°}{n}$，$n$ 为邻近木数。

(2)林分非空间结构指标

采用样地内林木株树来计算林分密度(株/hm^2)[9]；采用生长锥在树木 1.3m 高处钻取树芯并打磨，使用 LINTAB 测量树芯后，采用 Coffecha 进行交叉定年，确定林龄(A)[17]。

(3)环境因子指标

采用铁锹在每个样地内随机挖 5 个土壤剖面，用钢尺测量土层厚度(cm)、腐殖质层厚度(cm)[18]；采用土钻在每个样地内挖取 2 个直径 6cm 深 1m 的洞，将一头已经包裹好塑料袋防水长 1.3m 的铝管插入洞中，采用 NP 水分仪连续在生长季测定 10、30、50、70、90cm 的土壤体积含水量(%)[9]。

(4)物种多样性计算

重要值、物种丰富度指数 S、物种多样性指数(Shannon-Wiener 多样性指数、Simpson 多样性指数、Pielou 均匀性指数)[19—21]计算公式分别为：

$$IV=(RA+RH+RC)/3 \tag{4}$$

$$S=\text{样方内出现的物种数} \tag{5}$$

$$H=-\sum_{i=1}^{S}P_i\ln P_i \tag{6}$$

$$J_h=\left(-\sum_{i=1}^{s}P_i\ln P_i\right)/\ln S \tag{7}$$

$$D=1-\sum p_i^2 \tag{8}$$

式中，RA 代表相对多度，RH 代表相对高度，RC 代表相对盖度，S 代表研究对象中的物种数，N_i 代表 i 物种个体数量，N 代表不同物种个体总量，P_i 代表 i 物种个体数量与研究对象内各物种个体总数的比值 $P_i=N_i/N$，H 为 Shannon-Wiener 多样性指数 、J_h 为 Pielou 均匀度指数、D 为 Simpson 指数。

1.3.2　指标筛选

通过 Pearson 相关性分析，筛选出与草本物种多样性显著相关的因子。

1.3.3　草本物种多样性的多因素参数预测模型构建

在相关性分析的基础上，将显著相关的因子作为自变量，多样性指数作为因变量进行标准化的多元回归，从而预测影响草本物种多样性指数的关键因子。

1.3.4　结构方程模型构建

结构方程模型分为测量模型和结构模型[22]。在相关性分析的基础上，将林分结构作为外源潜变量，物种多样性作为内生潜变量，物种丰富度、坡度作为独立变量。平均树高、平均胸径作为林分非空间结构的可测变量，角尺度、混交度、大小比作为林分空间结构的可测变量，草本 Simpson 多样性指数、Shannon-Wiener 多样性指数、Pielou 均匀性指数作为物种多样性指数的可测变量进行结构方程模型的构建。

2　数据处理

本研究使用极差标准化法对原始数据进行标准化处理，采用 Excel 2010、SPSS 进行数据处理、统计分析，应用 Amos 21.0 软件进行结构方程模型构建。

3　结果分析

3.1　草本物种多样性

从表 2 可知，4 种林分类型下共发现 156 种草本，分属 42 科 130 属，以菊科(Compositae)、禾本科(Leguminosae)、伞形科(Umbelliferae)、豆科(Gramineae)为主；其中针阔混交林林下草本科、属、种最多，共

39 科129 属 132 种。其次为针叶纯林林下草本共 32 科 63 属 83 种;阔叶纯林林下草本共 24 科 38 属 45 种;针叶混交林林下草本共 17 科 19 属 21 种;从表 3 可知,针叶纯林中以野草莓、黑麦草、野燕麦、雀麦为优势种,其重要值分别为 43.8%、21.8%、7.6%、5.1%,阔叶纯林中以野草莓、白莲蒿、黑麦草、薹草为优势种,其重要值分别为 25.4%、11.9%、6.2%、4.7%;针阔混交林中以披碱草、黑麦草、野草莓、薹草为优势种,其重要值分别为 30.7%、16.0%、14.6%、7.9%;针叶混交林中以野草莓、薹草、乌头、披碱草为优势种,其重要值分别为 20.3%、18.3%、10.5%、8.6%。

表 2 4 种林型下草本植物组成

Table 2 Composed of herbaceous plants under four forest types

科 No.of families	林分类型 Forest types								总 Sum	
	Ⅰ		Ⅱ		Ⅲ		Ⅳ		属数	种数
	属数	种数	属数	种数	属数	种数	属数	种数		
菊科 Compositae	16	18	6	6	28	28	2	2	27	39
豆科 Leguminosae	3	4	1	1	12	12	0	0	10	11
毛茛科 Ranunculaceae	5	5	4	4	15	15	2	2	7	8
蔷薇科 Rosaceae	3	4	2	2	2	2	1	1	5	6
百合科 Liliaceae	2	2	1	1	1	1	0	0	4	5
凤尾蕨科 Pteridaceae	1	1	0	0	2	2	0	0	2	2
景天科 Crassulaceae	2	2	0	0	2	2	0	0	2	2
蓼科 Polygonaceae	1	2	1	2	6	6	1	3	2	2
石竹科 Caryophyllaceae	1	1	1	3	0	0	1	1	2	2
桔梗科 Campanulaceae	2	2	0	0	1	1	0	0	2	2
兰科 Orchidaceae	1	1	1	1	0	0	0	0	2	2
牻牛儿苗科 Geraniaceae	2	2	1	1	1	1	0	0	2	2
报春花科 Primulaceae	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1
芸香科 Rutaceae	0	0	1	1	2	2	0	0	1	1
木贼科 Equisetaceae	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
莎草科 Cyperaceae	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1
荨麻科 Urticaceae	0	0	0	0	2	2	0	0	1	1
堇菜科 Violaceae	1	2	1	1	0	0	1	1	1	1
蕨科 Pteridiaceae	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1
败酱科 Valerianaceae	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1
五福花科 Adoxaceae	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1
伞形科 Umbelliferae	6	7	1	1	12	12	1	1	10	11
禾本科 Gramineae	2	3	3	3	2	2	1	1	9	9
唇形科 Labiatae	1	1	2	2	2	2	0	0	6	6
玄参科 Scrophulariaceae	4	4	2	2	9	9	1	1	4	4
十字花科 Cruciferae	3	3	2	2	3	3	1	1	3	3
小檗科 Berberidaceae	1	1	0	0	1	1	0	0	2	2
马鞭草科 Verbenaceae	2	2	0	0	2	3	0	0	2	2
大戟科 Euphorbiaceae	2	2	0	0	1	2	0	0	2	2
柳叶菜科 Onagraceae	2	2	0	0	1	1	0	0	2	2
茜草科 Rubiaceae	3	3	1	1	5	5	1	1	2	6
紫草科 Boraginaceae	1	1	1	2	2	2	1	1	2	2
檀香科 Santalaceae	0	0	0	0	1	2	0	0	1	1
虎耳草科 Saxifragaceae	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1
龙胆科 Gentianaceae	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1
鼠李科 Rhamnaceae	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1
车前科 Plantaginaceae	1	1	1	1	2	2	1	1	1	1
罂粟科 Papaveraceae	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1
岩蕨科 Woodsiaceae	1	1	0	0	2	2	0	0	1	1
瑞香科 Thymelaeaceae	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1
茄科 Solanaceae	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1
灯心草科 Juncaceae	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1
总计 Total	63	83	38	45	129	132	19	21	130	156

Ⅰ:针叶纯林 Coniferous pure forest;Ⅱ:阔叶纯林 Broadleaf pure forest;Ⅲ:针阔混交林 Coniferous and broad mixed forest;Ⅳ:针叶混交林 Mixed coniferous forest

表 3　4 种林型下草本主要物种及重要值

Table 3　The main species and important values of herbaceous herbs under the four forest types

林分类型 Forest types	主要物种(重要值) Main species(import values)	重要值之和/% Sum of import values
针叶纯林 Coniferous pure forest	野草莓(0.438)+黑麦草(0.218)+野燕麦(0.076)+雀麦(0.051) *Fragaria vesca*(0.438)+*Lolium perenne*(0.218)+*Avena fatua*(0.076)+*Bromus japonicus*(0.051)	78.30
阔叶纯林 Broadleaf pure forest	野草莓(0.254)+白莲蒿(0.119)+黑麦草(0.062)+薹草(0.047) *Fragaria vesca*(0.254)+*Artemisia sacrorum*(0.119)+*Lolium perenne*(0.062)+*Carex spp.*(0.047)	48.20
针阔混交林 Coniferous and broad mixed forest	披碱草(0.307)+黑麦草(0.160)+野草莓(0.146)+薹草(0.079) *Elymus dahuricus*(0.307)+*Lolium perenne*(0.160)+*Fragaria vesca*(0.146)+*Carex spp.*(0.079)	69.20
针叶混交林 Mixed coniferous forest	野草莓(0.203)+薹草(0.183)+乌头(0.105)+披碱草(0.086) *Fragaria vesca*(0.203)+*Carex spp.*(0.183)+*Aconitum carmichaelii*(0.105)+*Elymus dahuricus*(0.086)	57.70

3.2　林分特征

从表 4 可知,该研究区人工林分的平均混交度、角尺度、大小比分别为 0.18、0.23、0.49;林分平均郁闭度、林分密度分别为 0.63、1930.00;林下草本平均物种丰富多样性、Simpson 多样性指数、Shannon-Wiener 多样性指数、Pielou 均匀性指数分别为 6.54、0.55、1.14、0.60;土壤含水量、土壤腐质层厚度、土壤厚度分别为 22.60、42.50、32.00;土壤水分较充足、土壤深厚、腐质层相对较厚,符合祁连山东部林区特点。但人工林呈均匀、中庸、弱度混交,林内密度较大,草本物种多样性较低。

表 4　样地各变量基本特征

Table 4　Basic characteristics of variables in the sample plot

变量 Variables	观测变量 Observed variables	取值范围 Value range	均值 Mean	标准差 Standard deviation	变异系数 Coefficients/%
立地条件	*AL*/m	2104—3074	2665.27	259.21	9.50
Site condition	*SL*/(°)	0—33	14.40	5.3	38.00
土壤条件	Swc/%	6.33—68.45	22.60	9.67	38.00
Soil condition	*Ht*/cm	12—60	32.00	5.44	17.00
	St/cm	15—55	42.50	9.45	22.00
空间结构	*W*	0-0.42	0.18	0.075	42.00
Spatial structure	*M*	0-0.52	0.23	0.08	34.00
	U	0.35—0.56	0.49	0.045	9.10
非空间结构	DBH/cm	0.8—20.04	8.68	4.58	52.00
Non-spatial structure	*H*/m	1.6—18.44	9.27	3.82	41.00
	C	0.3—0.76	0.63	0.16	25.00
	A/a	10—53	20.85	8.60	41.00
	Sd/(株/hm^2)	399—3438	1930.00	755.00	39.00
多样性	S_1	1.4—11.00	6.54	2.30	35.00
Diversity	*H*	0.07-0.78	0.55	0.16	29.00
	J	0.15—1.82	1.14	0.36	32.00
	D	0.08-0.86	0.60	0.17	28.00

AL:海拔 Altitude;*SL*:坡度 Slope;Swc:土壤含水量 Soil moisture content;*Ht*:腐殖质厚度 Humus thickness;*St*:土壤厚度 Soil thickness;*W*:角尺度 Uniform angle index;*M*:混交度 Mingling degree;*U*:大小比 Neighborhood comparison;DBH:平均胸径 Mean diameter at breast height;*H*:平均树高 Mean tree height;*C*:郁闭度 Canopy density;*A*:林龄 age;*Sd*:林分密度 Stand density;S_1:物种丰富度 Species richness;*H*:Shannon-Wiener 多样性指数;J_h:Pielou 均匀度指数;*D*:Simpson 指数

3.3 林分结构和环境因子对草本物种多样性的影响

将各变量进行相关性分析。由表 5 可知平均胸径、平均树高、角尺度、混交度、大小比、坡度显著影响草本多样性指数($P<0.05$)。其中物种多样性指数与平均树高、平均胸径、大小比呈负相关。物种多样性指数与角尺度、混交度、坡度呈正相关。

表 5 林分结构因子和环境因子与多样性指数的相关性

Table 5 Correlation between stand structure factors and environmental factors and diversity index

变量 Variables	Simpson 多样性指数 Simpsondiversity index	Shannon-Wiener 多样性指数 Shannon-Wiener diversity index	Pielou 均匀性指数 Pielou uniformity index	物种丰富度 Richness
平均树高 Mean tree height	−0.161	−0.223	−0.107	−0.323**
平均胸径 Mean diameter at breast height;	−0.260*	−0.272*	−0.172	−0.275*
大小比 Neighborhood comparison;	−0.2	−0.270*	−0.127	−0.334**
角尺度 Uniform angle index;	0.273*	0.163	0.227*	0.157
混交度 Mingling degree	0.304*	0.272*	0.103	0.152
土壤含水量 Soil moisture content	−0.007	−0.091	−0.059	−0.081
坡度 Slope	0.288*	0.281*	0.323*	0.186
土壤厚度 Soil thickness	−0.061	−0.116	−0.048	−0.189
腐质层厚 Humus thickness	−0.04	−0.089	0.032	−0.196
海拔 Altitue	0.104	0.069	0.155	0.049
林龄 Age	0.018	−0.039	0.007	−0.07
郁闭度 Canopy density	−0.142	−0.147	−0.143	−0.165

* 表示 $P<0.05$, ** 表示 $P<0.01$

选用显著因子得到基础的回归模型。由表 6 可知,各回归方程的拟合系数良好,可预测各因子对草本物种多样性的影响程度,影响林下草本 Simpson 多样性指数的关键因子为平均胸径;影响林下草本 Shannon-Wiener 多样性指数的关键因子为坡度;影响 Pielou 均匀性指数的关键因子为角尺度、混交度;影响物种丰富度的关键因子为平均胸径、平均树高。

表 6 林分结构因子、环境因子与林下草本物种多样性的多元回归方程

Table 6 Multiple regression equations for stand structural factors, environmental factors and understory herbaceousspecies diversity

物种多样性 Species diversity	回归方程 Regression equation	R^2
Simpson 多样性指数 Simpson diversity index	$Y=0.375$DBH	0.191
Shannon-Wiener 多样性指数 Shannon-Wienerdiversity index	$Y=0.398SL$	0.197
Pielou 均匀性指数 Pielou uniformity index	$Y=0.323W+0.275M$	0.407
丰富度 Richness	$Y=-0.481$DBH$-0.132H$	0.337

选用显著因子加入结构方程模型(图 2)。经自助法(bootstrap)修正后模型拟合度良好,其中卡方自由度(χ^2/df) = 0.98,拟合优度指数(GFI) = 0.98,比较适配指数(CFI) = 1,增值适配指数(IFI) = 1,规则适配指数(NFI) = 0.98,拟合度指数(AGFI) = 1.05,可用于检验多因素影响下的草本物种多样性[23]。从显著性来看,林分空间结构、林分非空间结构对草本物种多样性指数、物种丰富度均有极显著影响($P<0.001$);坡度对草本物种多样性指数、物种丰富度有显著影($P<0.05$)。从影响系数来看,对草本物种多样性指数影响最大的潜变量依次为:林分空间结构(0.60^{***})>林分非空间结构(-0.36^{***})>坡度(0.24^{*});对草本物种丰富度影响最大的潜变量依次为:林分空间结构(0.98^{***})>林分非空间结构(-0.5^{***})>坡度(0.08^{*})。结构方程模型分析结果表明林分结构是影响草本物种多样性的关键因子($P<0.01$),环境因子是影响草本物种多样性的重要因子($P<0.05$)。林分空间结构、林分非空间结构对草本物种多样性指数、物种丰富度均为直接效应;而坡度对草本物种多样性指数、物种丰富度存在直接和间接效应,其中坡度对物种多样性指数的直接效应为 0.33,间接效

应为-0.09;坡度对物种丰富度的直接效应为 0.20,间接效应为-0.12(表 7)。林分空间结构下各观测变量(角尺度、混交度、大小比)的因子载荷分别为 0.24、0.20、0.19;林分非空间结构下各观测变量(平均树高、平均胸径)的因子载荷分别为 0.99、0.83;物种多样性指数下各观测变量草本(Simpson 多样性指数、Shannon-Wiener 多样性指数、Pielou 均匀性指数)的因子载荷分别为 0.93、0.96、0.91。

表 7　林分结构因子、环境因子对林下草本物种多样性的标准化影响效应

Table 7　Standardized effects of stand structure factors and environmental factors on the diversity of understory herbaceous species

影响因子 Predictors	草本植物多样性 Herbaceous plant diversity			物种丰富度 Richness		
	直接效应 Direct effect	间接效应 Indirect effect	总效应 Total	直接效应 Direct effect	间接效应 Indirect effect	总效应 Total
坡度 Slope	0.33	-0.09	0.24 *	0.20	-0.12	0.08 *
林分非空间结构 Stand non-spatial structures	-0.36	0	-0.36 ***	-0.50	0	-0.50 ***
林分空间结构 Stand spatial structure	0.60	0	0.60 ***	0.98	0	0.98 ***

* 表示 $P<0.05$、* * * 表示 $P<0.01$

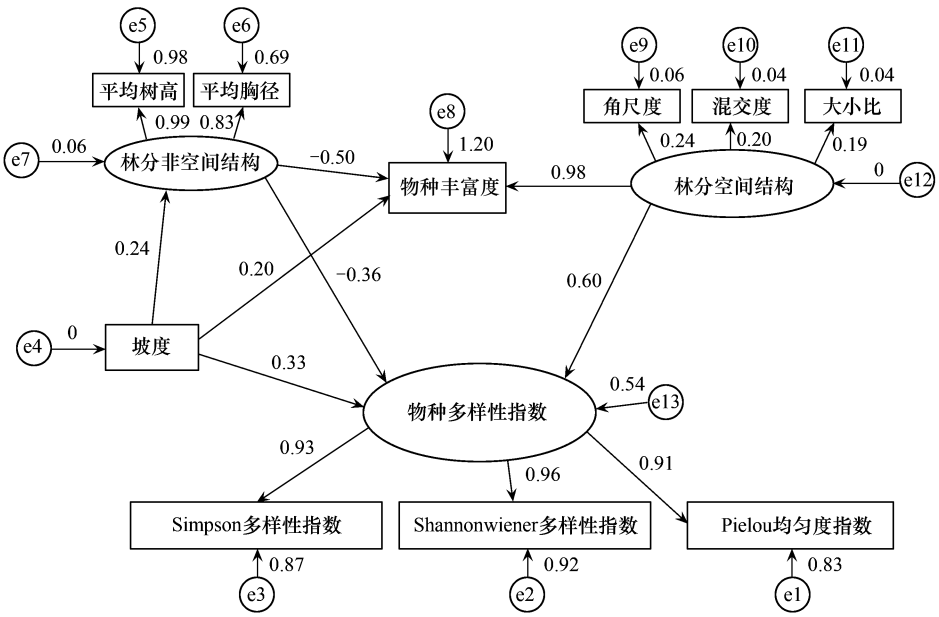

图 2　林分结构和环境因子对林下草本植物多样性影响的结构方程模型

Fig.2　A structural equation model for the effects of stand structure and environmental factors on understory herb species diversity

e1—14 表示残差、数字表示路径系数

4　讨论

4.1　4 种林分类型下草本物种多样性

研究结果显示,4 种林分类型下共发现 156 种草本,分属 42 科 130 属。其中针阔混交林林下草本的数量、种类最多。这与董卉卉等[24]研究结果一致,这是混交林为草本提供了适宜的生长条件。一方面混交林中浓密的林冠、丰富的凋落物、发达的根系,改善了土壤的养分,为林下草本提供了充分的营养资源[25]。另一方面混交林易形成多层次的林分结构,为林下草本提供了充足生长空间[26]。

4.2　环境因子和林分结构对草本物种多样性的影响

研究结果显示环境因子中坡度对草本物种多样性指数、物种丰富度均有显著影响($P<0.05$),这与张昌顺

等[27]的研究结果一致。坡度不仅对草本物种多样性产生直接影响,而且通过影响林分结构对草本物种多样性产生间接影响,这是由于坡度在一定程度上影响太阳辐射、降雨的分配格局、土壤厚度等,坡度越大,雨水对其冲击力大,土壤随着雨水冲刷会越来越薄,富含养分的土壤被冲走,随着大量土壤养分流失,水分条件随之变差,不利于草本的生长发育[28—29]。此外,坡度通过影响水、热、光等因子的变化使林分结构因子呈现不同程度的变化间接影响草本的物种多样性[30]。

研究结果显示林分非空间结构对草本植物多样性指数、物种丰富度有极显著负影响($P<0.001$),其中平均树高、平均胸径对草本物种多样性的影响相对较大。这是由于林分密度与树高、胸径的差异造成的,本研究样地中人工林林分的平均树高和平均胸径相对较小,林分密度相对较大。林下草本的生长受林分密度的制约,过高的林分密度,导致林下光照不足,草本间竞争激烈[31]。此外,平均胸径变化会引起散射辐射的变化,进而影响草本的物种丰富度[32]。

研究结果显示林分空间结构对草本植物多样性、物种丰富度有极显著影响($P<0.001$),其中角尺度、混交度的作用相对较大。这与曹小玉等[33]的结果一致。这是因为光照是草本生长的关键,而研究样地中的人工林呈均匀分布(角尺度),林窗、乔冠层和林冠间隙较少,林内阴郁;弱度混交使得林内垂直空间格局不合理,二者均直接影响了林内光照,林下草本因光照不足、生存空间不足等生长受到限制[34]。

合理的林分结构,会使林下草本呈现整体稳定的趋势[18]。祁连山东部人工林生态功能较低,如何提高草本物种多样性对促进人工林稳定发展具有重要意义。本研究发现林分平均树高、平均胸径、角尺度、混交度是影响林下草本植物多样性相对较高的林分结构因子。因此,欲提高草本物种多样性,可优化林分结构。本研究采用结构方程模型揭示草本物种多样性的影响机制时未考虑到土壤、枯落物、气候等变量对草本多样性的影响,在今后的研究应考虑更多变量、增加样本数量全方位揭示草本多样性的影响因素。

5 结论

4 种类型的人工林中混交林林下草本物种多样性最丰富。林分结构是影响草本物种多样性的关键因子,环境因子是影响草本物种多样性的重要因子。林分空间结构、林分非空间结构对草本物种多样性均为直接效应,其中角尺度、混交度是影响草本物种多样性的主要林分空间结构因子,平均树高、平均胸径是影响草本物种多样性的主要林分非空间结构因子。坡度对草本物种多样性不仅存在直接效应而且通过影响林分结构产生间接效应。此外,各因子对多样性指数的影响因指数不同表现出较大差异,平均胸径是影响林下草本 Simpson 多样性指数的关键因子;坡度是影响林下草本 Shannon-Wiener 多样性指数的关键因子;角尺度、混交度是影响 Pielou 均匀性指数的关键因子;平均胸径、平均树高是影响物种丰富度的关键因子。相较于林分非空间结构和环境条件,林分空间结构是更为容易进行人为干预调整的指标。因此,可通过林分空间结构的科学优化,形成随机分布的异龄复层混交林,以提高草本物种多样性,为祁连山东部地区的人工生态公益林的可持续经营提供理论基础。

参考文献(References):

[1] 麻鑫垚. 基于稳定性的近自然林分结构调控技术研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2020.

[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] 南国卫, 韩磊, 何馨雨, 荣华倩, 马乐. 刺槐林草本层物种多样性的动态变化特征. 森林与环境学报, 2022, 42(5): 491-497.

[4] 王景玺, 赵浩唱, 宋启民, 郝玉杰, 李清华, 贾姊薇, 刘小粉. 林分因子对辽宁章古台樟子松人工林草本植物多样性的影响. 防护林科技, 2022(4): 17-20.

[5] Capellesso E, Scrovonski 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 Brasilica, 2016, 30(3): 329-335.

[6] 舒韦维, 卢立华, 李华, 农友, 何日明, 陈海, 黄彪. 林分密度对杉木人工林林下植被和土壤性质的影响. 生态学报, 2021, 41(11): 4521-4530.

[7] 陈煜. 太白山林下草本植物多样性及其维持机制研究[D]. 西安: 西北大学, 2016.
[8] 陈笑, 李远航, 左亚凡, 林莎, 初鼎晋, 贺康宁. 林分特征和土壤养分对林下草本物种多样性的影响. 西北植物学报, 2022, 42(8): 1396-1407.
[9] 陈洪凡, 梁玉勇, 程正新, 万鹏, 王旭明, 钟达士. 应用多元逐步回归分析法评价稻田生态系统稳定性. 植物保护学报, 2019, 46(4): 918-924.
[10] 王阳, 温忠麟, 李伟, 方杰. 新世纪 20 年国内结构方程模型方法研究与模型发展. 心理科学进展, 2022, 30(8): 1715-1733.
[11] 张林, 周飘, 齐实, 张岱, 伍冰晨, 崔冉冉. 侧柏人工林林分空间结构对林下草本多样性的差异性影响及其关联度. 生态环境学报, 2022, 31(9): 1794-1801.
[12] 林红. 拉萨河流域洪积扇植被物种组成与多样性及其环境解释[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2021.
[13] 刘帅, 吴舒辞, 王红, 张江, 李建军, 王传立. 基于 Voronoi 图的林分空间模型及分布格局研究. 生态学报, 2014, 34(6): 1436-1443.
[14] 惠刚盈, Klaus von Gadow, Matthias Albert. 一个新的林分空间结构参数——大小比数. 林业科学研究, 1999, 12(1): 1-6.
[15] 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.
[16] 惠刚盈, 胡艳波. 角尺度在林分空间结构调整中的应用. 林业资源管理, 2006(2): 31-35.
[17] 唐少飞. 中国东北典型针叶林林龄信息提取及其对树种分类的影响研究[D]. 南京: 南京大学, 2020.
[18] 曹志. 基于森林健康的林分结构调控技术研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2020.
[19] Simpson E H. Measurement of diversity. Nature, 1949, 163(4148): 688.
[20] Magurran A E. Ecological diversity and its measurement. Princeton, NJ: Princeton University Press, 1988.
[21] Pielou E C. Ecological Diversity[M]. New York: John Wiley & Sons, Inc, 1976, 67-72.
[22] 程慧平, 万莉. 学术期刊评价指标结构研究——基于结构方程模型. 情报杂志, 2014, 33(11): 113-116, 123.
[23] Howard A L. Handbook of structural equation modeling. Structural Equation Modeling: A Multidisciplinary Journal, 2013, 20(2): 354-360.
[24] 董卉卉, 邱林, 张建设, 王晓云, 郑天才, 李凤英, 周传涛, 余开慧. 黄柏山 4 种典型人工林林下植物多样性研究. 林业资源管理, 2019(4): 86-91.
[25] 张炜, 董文渊, 钟欢, 李吉, 柳治伦, 吴义远, 浦婵. 不同混交类型对筇竹生长及土壤养分空间差异的影响. 西部林业科学, 2020, 49(6): 70-75, 84.
[26] Jactel H, Gritti E S, Drössler L, Forrester D I, Mason W L, Morin X, Pretzsch H, Castagneyrol B. Positive biodiversity-productivity relationships in forests: climate matters. Biology Letters, 2018, 14(4): 20170747.
[27] 张昌顺, 谢高地, 包维楷, 陈龙, 裴厦, 范娜. 地形对澜沧江源区高寒草甸植物丰富度及其分布格局的影响. 生态学杂志, 2012, 31(11): 2767-2774.
[28] 王军德, 王根绪, 陈玲. 高寒草甸土壤水分的影响因子及其空间变异研究. 冰川冻土, 2006, 28(3): 428-433.
[29] 宋丰骥, 常庆瑞, 钟德燕, 方睿红. 黄土丘陵沟壑区土壤微量元素空间变异特征及其影响因素. 干旱地区农业研究, 2012, 30(1): 36-42.
[30] 周隽. 帽儿山地区天然次生林更新格局研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2007.
[31] 张林, 齐实, 周飘, 伍冰晨, 张岱, 崔冉冉, 黄宪, 马宁. 北京山区侧柏林下草本植物多样性的影响因素分析. 草地学报, 2022, 30(8): 2199-2206.
[32] 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.
[33] 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.
[34] 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.