

DOI: 10.20103/j.stxb.202312282849

朱丙轩, 储泽毅, 南宏伟, 孟嘉欣, 刘卫敏. 草本竞争对蒙古栎更新幼苗高生长的影响机理. 生态学报, 2024, 44(15): 6828-6840.

Zhu B X, Chu Z Y, Nan H W, Meng J X, Liu W M. Effect mechanism of herbaceous competition on height growth of regenerated seedlings of *Quercus mongolica*. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(15): 6828-6840.

草本竞争对蒙古栎更新幼苗高生长的影响机理

朱丙轩, 储泽毅, 南宏伟*, 孟嘉欣, 刘卫敏

山西农业大学林学院, 晋中 030600

摘要: 因生态位的高度重叠, 森林更新早期草本植物同更新幼苗间存在着激烈的光能、养分及水分竞争, 由此显著影响到森林更新过程。以山西省庞泉沟自然保护区蒙古栎更新幼苗为研究对象, 设置 4 种草本竞争模式(无竞争、全竞争、地上竞争、地下竞争), 2 种土壤养分梯度(4 g/m^2 、 32 g/m^2), 2 种土壤养分分布模式(均质、异质), 进行草本竞争盆栽试验。结果表明: 1) 草本竞争、土壤养分状况对幼苗更新均存在显著影响($P<0.05$)。其中, 幼苗各生长指标在无竞争、地下竞争处理间的差异, 显著表明地下竞争效应的存在性, 地上竞争效应同理。2) 基于线性模型, 对幼苗苗高、叶片总面积、叶片总生物量、三个细根亚径级根系表面积而言, 草本竞争主效应的贡献率分别为 80.66%、67.49%、49.39%、40.26%、59.09%、53.26%, 同土壤养分浓度相比, 草本竞争的森林更新效应更高; 在土壤养分异质条件下, 二者交互效应甚至显著大于土壤浓度主效应; 草本竞争各组分分析结果表明地下竞争效应的贡献率始终处于主导地位。3) 基于结构方程模型, 揭示草本竞争森林更新效应及其内在组分的具体作用途径。在无竞争与全竞争处理下, 幼苗更新潜力对光能吸收及养分吸收的标准化回归系数分别为 0.61、0.46, 表明草本竞争主要通过光能吸收影响幼苗的更新过程; 草本竞争内在组分的群组分析中, 地上竞争与地下竞争相应的标准化系数分别为 0.31、0.74, 表明后者是主要的作用途径。在定量评价草本竞争及其内在组分森林更新效应的基础上, 深入探讨其作用机理, 加深了人们对其在森林更新早期生态效应的认识, 为森林更新实践提供理论指导。

关键词: 森林更新; 草本竞争; 交互效应; 结构方程模型; 更新潜力

Effect mechanism of herbaceous competition on height growth of regenerated seedlings of *Quercus mongolica*

ZHU Bingxuan, CHU Zeyi, NAN Hongwei*, MENG Jiaxin, LIU Weimin

College of Forestry, Shanxi Agricultural University, Jinzhong 030600, China

Abstract: Due to the high degree of ecological niche overlap, there is intense competition for light, nutrients, and water between early-stage herbaceous plants and tree seedlings during forest regeneration, significantly affecting the process of forest renewal. In this study, we focused on the seedlings of *Quercus mongolica* in Pangquangou Nature Reserve, Shanxi province. We conducted a pot experiment with four herbaceous competition modes (no competition, total competition, aboveground competition, and underground competition), two soil nutrient gradients (4 g/m^2 and 32 g/m^2), and two soil nutrient distribution patterns (homogeneous and heterogeneous). The results indicated that: 1) Herbaceous competition and soil nutrient conditions had significant impact on seedling regeneration ($P<0.05$). Specifically, the differences in growth indicators of seedlings between the treatments of no competition and underground competition suggested the existence of underground competition effects, and the same applied to aboveground competition effects. 2) Based on a linear model, for seedling height, total leaf area, total leaf biomass, and surface area of three fine root diameter classes, the contribution rates of the main effect of herbaceous competition were 80.66%, 67.49%, 49.39%, 40.26%, 59.09%, and 53.26%,

基金项目: 国家自然科学基金项目(31470630); 山西农业大学引进人才博士科研启动费项目(2013YJ17)

收稿日期: 2023-12-28; **网络出版日期:** 2024-05-24

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: nanhw@sxau.edu.cn

respectively. Compared to soil nutrient concentration, herbaceous competition had a higher forest regeneration effect. Under heterogeneous soil nutrient conditions, the interaction effect between herbaceous competition and soil nutrient concentration was even significantly greater than the main effect of soil concentration. The analysis of the components of herbaceous competition revealed that the contribution rate of underground competition effect was consistently dominant. 3) Based on structural equation modeling, the specific pathways of the forest regeneration effects of herbaceous competition and its underlying components could be revealed. In the treatments with no competition and full competition, the standardized regression coefficients of seedling regeneration potential on light absorption and nutrient absorption were 0.61 and 0.46, respectively. This indicated that herbaceous competition primarily affected the seedling regeneration process through its impact on light absorption. In the group analysis of the intrinsic components of herbaceous competition, the standardized coefficients corresponding to aboveground competition and belowground competition were 0.31 and 0.74, respectively. This indicates that the latter is the primary pathway of action. This study, based on quantitative evaluation of herbaceous competition and its intrinsic components' effects on forest regeneration, further explored the mechanisms involved. It deepens our understanding of their ecological effects in the early stages of forest regeneration and provides theoretical guidance for forest regeneration practices.

Key Words: forest regeneration; herb competition; interaction effect; structural equation model; reproduction potential

森林更新是指以自然力或人为力重新形成森林的过程^[1],其中以木本植物为主的生物种群在时间和空间上不断延续和发展,对未来森林群落的结构及生物多样性具有深远的影响^[2]。森林更新早期幼苗的成活、成长决定着整个更新过程^[3]。大量研究表明,光照是影响幼苗更新最重要的环境因子之一^[4-5],更新幼苗自身对光资源获取能力会直接影响幼苗潜在高度、冠幅面积等,进而影响幼苗的更新潜力^[6]。在众多影响幼苗更新的因子中,因草本植物同更新幼苗地上、地下生态位的高度重叠,从而发生激烈的光能、养分及水分竞争^[7],而土壤养分状况更是直接作用于幼苗的生长发育,因此上述二者是森林更新较为重要的影响因素^[8]。

植物学意义上的竞争是指两个或两个以上的个体为争夺资源而发生的相互关系^[9]。森林更新的竞争理论发现,更新幼苗地上部分主要是对光资源的竞争,其地下部分主要是对水肥资源的竞争^[10-12]。前人倾向于单独分析草本竞争^[13-14]或土壤养分状况^[15-16]因素对更新幼苗的生长效应,即使同时联合考虑二者,又全部或部分忽略了二者的交互效应^[17];当机理研究同时涉及太多因素时,必然导致结果的复杂性,不但降低了研究结论的精度,而且由于没有实现在相同条件下的联合分析,也就无法对二者的相对重要性进行比较,并由此进一步影响到以此为出发点的更新机理研究,高精度的数学模型是森林更新后续研究的必然趋势^[18]。

蒙古栎(*Quercus mongolica*)属于壳斗科栎属,具有喜光耐旱,抗逆性强及根系发达^[19],是重要的用材、染料、食品、药用、酿酒原料,具有较高的经济、文化和生态价值^[20]。本研究以山西省庞泉沟自然保护区蒙古栎更新幼苗为研究对象,模拟草本竞争试验,综合考虑影响幼苗更新潜力的两大关键因素(草本竞争、土壤养分状况), (1) 基于线性模型,实现幼苗生长指标的土壤养分主效应、草本竞争主效应及其交互效应分解,从而定量评价其在更新过程中的贡献,并比较其相对重要性,尤其是交互效应的贡献; (2) 基于结构方程模型,揭示草本竞争对幼苗更新的作用机理; (3) 基于群组比较,深层次揭示不同草本竞争模式下幼苗更新的作用机理。本研究有助于人们正确理解森林更新早期的生态过程,可为多指标机理研究提供可借鉴的具体方法,为森林更新建设实践提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

试验地位于山西省吕梁市庞泉沟自然保护区(37°47'45"—37°55'50"N, 111°22'33"—111°32'22"E, 1500—2831 m asl),地处吕梁山脉中段,四面环山,地形起伏。该区属暖温带大陆性季风区的山地气候,空气

湿度高,昼夜温差对比强烈^[21],年均降水量 800 mm 左右。一月平均气温 -12.4°C ,七月平均气温 18°C ,年均气温为 4.3°C 。年均无霜期 182 d,年平均日照时数 2567.7 h。土壤类型沿海拔依次为黄锦土、山地褐土、山地淋溶褐土、山地棕壤以及亚高山草甸土^[22]。该研究区有以华北亚高山稀有植被类型为主的云顶山草甸(海拔 2700 m 以上)、以华北落叶松(*Larix principis-rupprechtii*)为主的亮针叶林(海拔 1800 到 2800 m)、以青杆(*Picea wilsonii*)和白杆(*Picea meyeri*)为主的寒温性云杉次生林(海拔 1900 到 2600 m)、以油松(*Pinus tabulaeformis*)为主的温性针叶林(海拔 1600 m 以下)和以蒙古栎(*Quercus mongolica*)为主的落叶阔叶林(海拔 1700 m 以下)^[23]。

迄今为止,蒙古栎大多数为野生生长状态,在山西省庞泉沟自然保护区内,阔叶混交林与油松混交林中,乔木层蒙古栎与草本层早熟禾(*Poa pratensis*)分别为优势种^[24]。草本早熟禾属于一年生或冬性禾草。秆直立或倾斜,质软,高 6—30 cm,全体平滑无毛,根系发达,有较强的繁殖能力和较强的再生能力^[25],在华北地区,与木本植物伴生,其平均草本盖度可达 40%^[26]。

1.2 供试材料

目标植物:研究区天然次生林蒙古栎种源,其种子千粒重为 35 g,发芽率为 95%。

竞争植物:蒙古栎天然次生林中分布较为广泛的、喜光耐旱的草本早熟禾,其千粒重 6—8 g,发芽率为 90%。

供试肥料:奥绿(318s)缓释肥(氮:磷:钾=15:9:11),其肥效释放期为 11 个月到 14 个月。

供试土壤:蒙古栎天然次生林林下土为供试土壤。

1.3 试验设计

本研究采用完全随机化实验设计,共涉及三种试验因素:草本竞争(无竞争、地上竞争、全竞争、地下竞争)、土壤养分浓度(4 g/m^2 、 32 g/m^2)以及土壤养分分布(均质施肥、异质施肥),共 $4\times 2\times 2=16$ 种处理组合(如地下竞争 $\times 32\text{ g/m}^2\times$ 异质施肥),各重复 16 次,总计 256 盆。

试验处理单元的构建如图 1 所示,在试验地中挖出长宽高分别为 0.38 m、0.38 m、0.30 m 的土坑,为防止其他植物根系及外来土壤养分、水分对试验过程的干扰,其周围用 PVC 板隔离,底部铺设隔离网($\phi:70\text{ }\mu\text{m}$)。

本研究设计两种养分浓度梯度(4 g/m^2 、 32 g/m^2),分别为土壤低养分浓度处理、土壤高养分浓度处理。并设计两种土壤养分分布状况,分别为均质处理、异质处理,其中,均质处理下林下土与肥料充分混合;而异质处理下试验处理单元中的土壤一半为林下土,另一半为等量的肥料相混合的林下土。

此外,依据 Christopher^[27]等的研究,共设计四种草本竞争模式(图 2)。

无竞争(no neighbours)处理、全竞争(all neighbours)处理如图 2 所示。

地上竞争(shoots of neighbours)处理:试验处理单元中心插入与土壤齐平的隔离网,做到隔绝地下竞争。

地下竞争(root of neighbours)处理:目标植物周围放置隔离网,并用铁丝固定,隔绝地上竞争。

于 2019 年 5 月初,选择蒙古栎播种于试验处理单元中。15 d 后在地上竞争处理、地下竞争处理以及全竞争处理中播撒草种 13 g。试验处理设置完成后,定期进行苗木管理,每个试验处理单元中定期浇水以及定期拔除杂草。

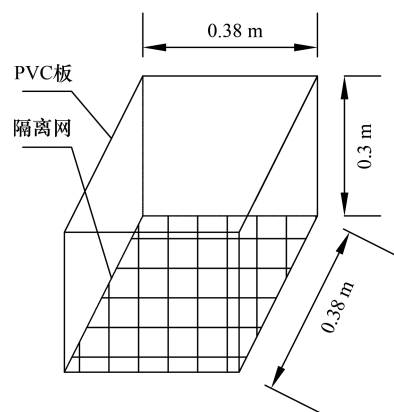


图 1 试验处理单元建构示意图

Fig.1 The schematic diagram of experimental processing unit construction

PVC 板:聚氯乙烯板 Poly vinyl chloride

1.4 样品采集

于 2020 年 10 月开始测量苗高,于地径处剪去目标植物的地上部分,收集叶片放入自封袋。取出整个土壤,并冲洗掉大部分泥土,收集目标植物的地下部分。同时将目标植物地下部分以及地上部分于自封袋中同时做好编号,并放入冰箱进行 -15°C 保存。

1.5 指标测定

将目标植物根系进一步用蒸馏水清洗和挑拣,在挑拣工作完成后,将目标植物地上部分进一步分为枝干和叶片两大部分。

叶片与根系形态指标:叶片及根系的样品在清洗后,使用 Epson perfection V800 扫描仪获取其形态图像,利用根系分析系统 WinRHIZO 得出其叶片表面积。

由于幼苗细根内部形态及生理方面存在着显著的异质性^[28-29],故将细根划分为三个亚径级根。其根系直径 $<0.5\text{ mm}$ 、 $0.5\text{ mm}<\text{根系直径}<1\text{ mm}$ 、 $1\text{ mm}<\text{根系直径}<2\text{ mm}$,细根三个亚径级根系表面积分别表示为 SA1、SA2、SA3。

生物量指标:将树干、枝条、叶片、根系置于 65°C 烘箱中,烘干至恒重,测定其生物量。

1.6 统计分析

1.6.1 草本竞争、土壤养分浓度及二者的交互项生长效应分解

(1) 数学模型

$$\gamma_{ijk} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \alpha_i\beta_j + \varepsilon_{ijk} (i, j = 0, 1; k = 1, 2, \dots, 8) \quad [30] \quad (1)$$

式中, γ_{ijk} 为蒙古栎生长指标的具体观测值; μ :参照水平,全竞争+低养分试验处理; α_i 为草本竞争因素 i 水平下的主效应; β_j 为土壤养分浓度因素 j 水平下的主效应; $\alpha_i\beta_j$ 为上述因素 i, j 水平下交互效应的效应值; ε_{ijk} 为随机因素效应值。

(2) 效应值的具体含义:同参照水平相比,相应生长效应(α_i 、 β_j 、 $\alpha_i\beta_j$)对因变量贡献的增加或者减小量。

(3) 各组分效应值的估计:利用 SPSS 13.0 方差分析过程中的参数估计功能实现。

(4) 各组分贡献率:模型中相应组分的效应值占三者总效应值的百分比。

同理可得,地上竞争因素、地下竞争因素及二者项的生长交互效应分解,设置无竞争试验处理为参照水平。

1.6.2 结构方程模型分析

结构方程模型(Structural Equation Model, SEM)结合了传统回归分析和因子分析的统计技术,从变量的协方差矩阵出发探究多个变量间的关系,是多元数据分析的强大工具^[31]。它不但能够计算变量的主效应,同时也可以处理多个因变量,比较、评价不同的理论模型。由于 SEM 将多个自变量、因变量同时融入模型中,获取足量信息,因此它能够获得比传统统计分析更全面、更准确性的分析结果^[32]。

本研究利用 AMOS 22.0 软件进行结构方程模型分析。根据相关专业知知识,属于根系获取水肥资源方面的 SA1、SA2 与 SA3 三者间存在中高度的线性相关性,因此可以从三者中提取一个共性的潜变量,并命名为“养分吸收”因子。基于相同考虑,可从叶片总生物量和叶片总面积两者中提取名为“光能吸收”因子的潜变量,从苗高和总生物量提出名为“更新潜力”因子的潜变量,且此三潜变量之间存在一定的线性相关性。

本研究制图采用 Microsoft Office Excel 2019、SPSS13.0、AMOS 22.0 及 AutoCAD 2007 软件进行。

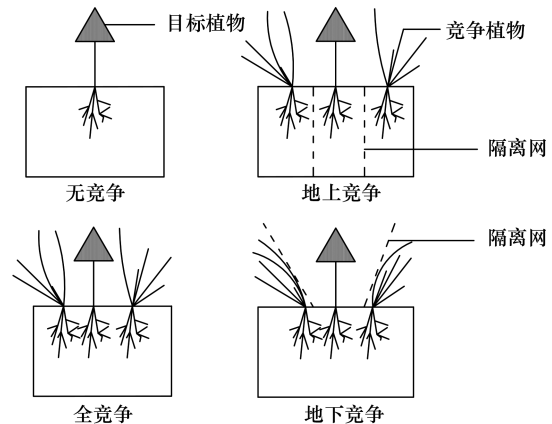


图 2 草本竞争模式示意图

Fig.2 Sketch of herb competition mode

2 结果与分析

2.1 草本竞争及养分状况对蒙古栎更新幼苗生长特性的影响

选取蒙古栎更新幼苗生长指标来评价草本竞争及养分状况对幼苗更新潜力的影响。更新幼苗生长指标分为更新潜力指标(总生物量,TB;苗高,SH),叶片特性指标(叶片总面积,LA;叶片总生物量,LB)及根系特性指标(SA1、SA2、SA3)。

蒙古栎更新幼苗生长指标在不同草本竞争模式间存在显著差异(表1)。无竞争与全竞争处理间的差异表明草本竞争森林更新效应的存在性。同无竞争试验处理相比,地上、地下竞争显著降低了幼苗生长特性指标,如叶片特性指标和根系特性指标。这充分表明草本竞争内在组分分解的可能性。

土壤养分均质与土壤养分异质间的差异表明土壤养分分布森林更新效应的存在性。同低养分均质试验处理相比,低养分异质、高养分异质处理显著降低了幼苗生长特性指标。对于土壤养分浓度来说,低养分均质处理和高养分均质处理中根系特性指标存在显著差异,这表明土壤养分状况对更新幼苗存在显著影响。

表 1 草本竞争及土壤养分状况对幼苗的生长效应

Table 1 Effects of herb competition and nutrient status on the growth of seedlings

生长指标 Growth index	草本竞争 Herb competition				养分状况 Nutrient status			
	无竞争 No neighbours	全竞争 All neighbours	地上竞争 Shoots of neighbours	地下竞争 Root of neighbours	低养分均质 Low nutrient homogeneity	低养分异质 Low nutrient heterogeneity	高养分均质 High nutrient homogeneity	高养分异质 High nutrient heterogeneity
SH/cm	12.89±1.09a	9.42±0.82b	12.99±0.70a	10.11±0.58b	11.12±0.92b	9.56±0.56b	14.00±1.08a	10.93±0.63b
TB/g	2.24±0.24a	1.03±0.12b	2.32±0.28a	1.14±0.10b	2.12±0.24a	1.49±0.16a	1.74±0.31a	1.33±0.13a
LB/g	0.31±0.07a	0.13±0.03b	0.27±0.06ab	0.12±0.02b	0.24±0.05ab	0.12±0.02b	0.34±0.09a	0.13±0.03b
LA/cm ²	50.41±11.45a	18.73±2.86b	41.11±8.30ab	25.54±4.72b	38.99±7.56ab	20.08±3.02b	54.40±12.72a	22.29±3.72b
SA1/cm ²	12.11±1.63a	3.48±0.70b	15.90±2.93a	4.04±0.51b	15.17±2.57a	7.12±1.23b	8.03±2.17b	4.78±0.73b
SA2/cm ²	10.19±1.49a	3.23±0.81b	14.02±2.89a	3.10±0.52b	13.80±2.32a	5.31±0.98b	7.74±2.35b	3.26±0.58b
SA3/cm ²	8.51±1.08a	3.49±0.76b	11.84±2.35a	3.34±0.64b	10.99±1.78a	4.83±0.60b	6.86±2.14b	4.15±0.69b

SH: 苗高 Seedling height;TB: 总生物量 Total biomass;LB: 叶片总生物量 Leaf biomass;LA: 叶片总表面积 Leaf area;SA1: 根系直径<0.5 mm 的根系表面积 Surface area1;SA2: 0.5 mm<根系直径<1 mm 的根系表面积 Surface area2;SA3: 1 mm<根系直径<2 mm 的根系表面积 Surface area3;不同试验因素下同行不同小写英文字母表示差异显著($P < 0.05$)

2.2 蒙古栎更新幼苗生长效应分解

2.2.1 草本竞争、土壤养分浓度及二者交互作用的生长效应

依据线性模型,任一蒙古栎更新幼苗生长指标观测值均是由草本竞争主效应、土壤养分浓度主效应以及二者交互效应的三部分线性相加而组成。例如在无竞争+高养分条件下,同全竞争+低养分浓度相比,无竞争+高养分处理会额外增加 6.27 cm 的苗高,其中草本竞争贡献了 2.39 cm 的苗高,土壤养分浓度贡献了 1.16 cm 的苗高,二者的交互效应贡献了 2.71 cm 的苗高,其相应贡献率分别为 38.18%、18.54%和 43.29%。

本研究幼苗生长指标的全部试验观测值均可分解为上述 3 个组分的相应贡献之和。由图 3 可知,对更新潜力指标而言,草本竞争主效应的贡献率为 80.66%、38.18%;就叶片特性指标而言,草本竞争主效应的贡献率分别为 67.49%、49.39%;草本竞争主效应对根系特性

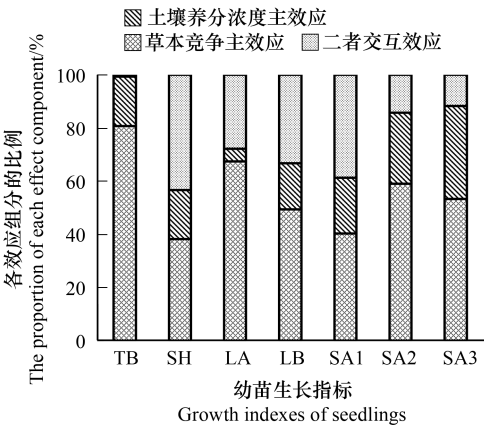


图 3 草本竞争及土壤养分浓度下各组分的幼苗生长效应贡献率
Fig.3 The contribution rate of seedling growth effect of each component under herb competition and soil nutrient concentration
SH: 苗高,TB: 总生物量, LB: 叶片总生物量, LA: 叶片总表面积, SA1: 根系直径<0.5 mm 的根系表面积, SA2: 0.5 mm<根系直径<1 mm 的根系表面积, SA3: 1 mm<根系直径<2 mm 的根系表面积

指标的贡献率为 40.26%、59.09%、53.26%。而土壤养分浓度主效应对蒙古栎更新幼苗生长指标的贡献率分别为 18.61%、18.54%、4.69%、17.28%、21.02%、26.65%、34.97%。此外,本研究首次对草本竞争同土壤养分浓度交互效应贡献率进行定量分析,其具体对蒙古栎更新幼苗生长指标的贡献率为 0.74%、43.29%、27.81%、33.33%、38.72%、14.26%、11.77%。结果说明草本竞争主效应的贡献率对蒙古栎幼苗生长指标的更新潜力中占主导地位。

在不同土壤养分分布状况下,相较于土壤养分异质处理(图 4)而言,蒙古栎更新幼苗生长指标在土壤养分均质下草本竞争主效应的贡献率分别增加 46.22%、12.05%、43.00%、44.31%、19.71%、28.05%、1.47%;同理蒙古栎更新幼苗生长指标在土壤养分均质下草本竞争同土壤养分浓度交互效应的贡献率分别减少 36.44%、39.01%、41.70%、32.81%、22.97%、31.13%、5.86%。充分说明对于土壤养分状况而言在蒙古栎幼苗更新潜力的影响中草本竞争始终处于领先地位。

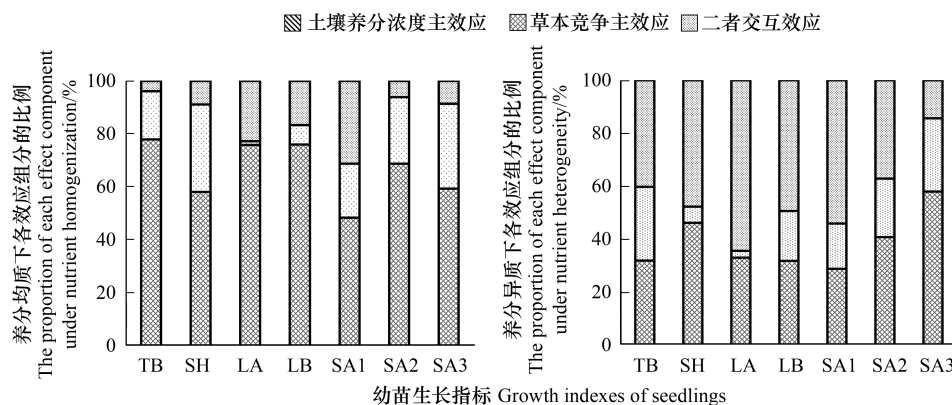


图 4 土壤养分分布下各组分幼苗生长效应的贡献率

Fig.4 Contribution rate of seedling growth effect of each component under soil nutrient distribution

2.2.2 地上竞争、地下竞争及二者交互作用的生长效应

由图 5 可知,对于更新幼苗生长指标而言,地下竞争效应对更新潜力指标、叶片特性指标和根系特性指标的贡献率分别为 80.65%、70.80%、65.20%、70.62%、71.67%、73.79%、71.51%。而地上竞争与地下竞争交互效应贡献率的分别为 12.15%、15.53%、27.45%、14.22%、25.10%、25.29%、27.22%。而地上竞争的贡献率占比较少,充分说明地下竞争效应对蒙古栎更新幼苗生长效应指标的贡献占主导地位。

对于不同的土壤养分浓度处理下,相较于土壤低养分均质(图 6)而言,幼苗更新潜力指标在土壤高养分均质下草本地下竞争的贡献率分别减少 7.03%、33.9%;与此同时,幼苗叶片形态指标在土壤高养分均质下二者交互效应的贡献率分别减少 29.65%、13.91%。与土壤低养分异质处理相比而言,幼苗根系特性指标在土壤高养分异质中地下竞争的贡献率分别减少 19.24%、44.98%、39.82%;其幼苗叶片特性指标在土壤高养分异质下二者交互效应的贡献率分别增加了 10.15%、32.03%。充分说明在不同土壤养分浓度下,蒙古栎更新幼苗的生长发育对地下竞争效应有着较强烈的响应。

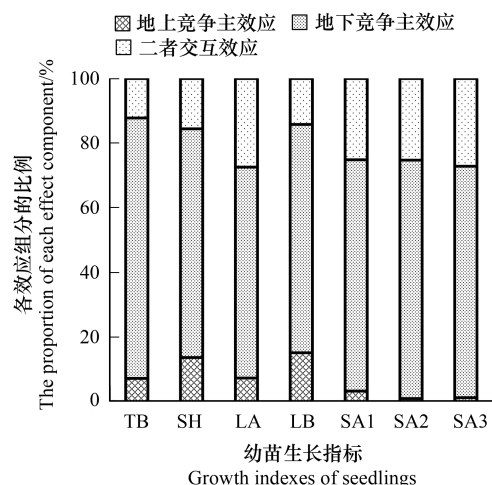


图 5 草本竞争中各组分的幼苗生长效应贡献率

Fig.5 Contribution rate of seedling growth effect of each component in herb competition

对于不同土壤养分分布处理下,相较于土壤低养分异质而言,幼苗更新潜力指标在土壤低养分均质下地下竞争的贡献率分别增加 27.53%、32.50%;幼苗叶片特性指标在土壤低养分均质下地上竞争的贡献率分别减少 45.36%、30.80%。与土壤高养分异质处理相比而言,幼苗生长指标在土壤高养分均质下地下竞争的贡献率分别增加 28.06%、3.28%、50.03%、5.35%、18.05%、22.12%、36.37%。说明在不同土壤养分分布下,地下竞争效应对蒙古栎更新幼苗亦有着不容忽视的影响。

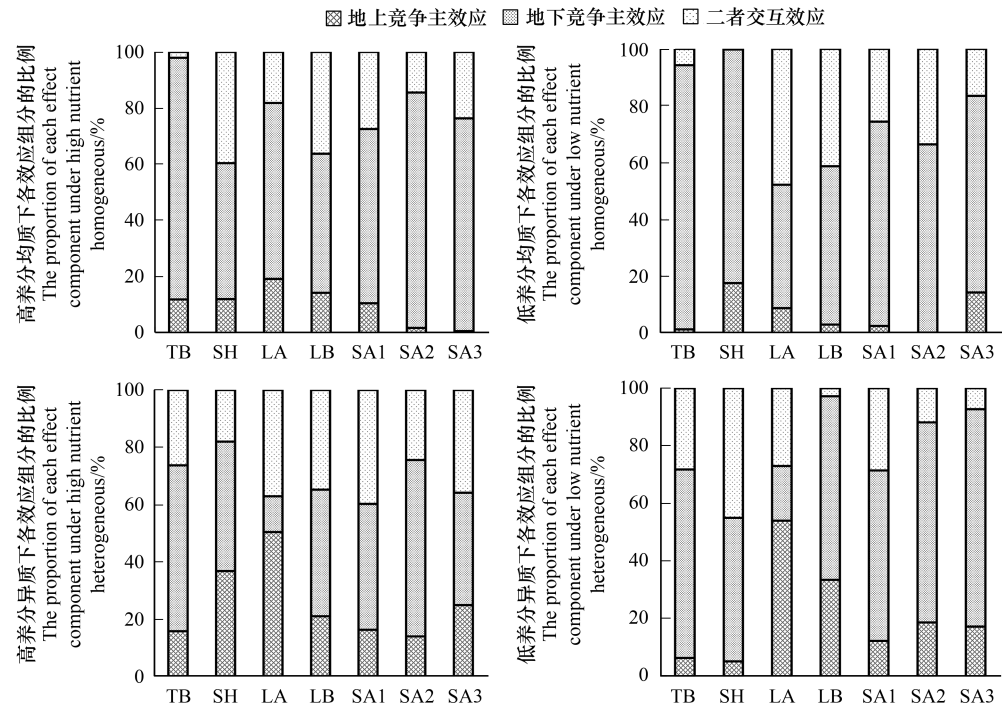


图 6 不同养分状况中草本竞争各组幼苗生长效应的贡献率

Fig.6 Contribution rate of seedling growth effect of each component of herb competition in different nutrient conditions

2.3 基于 SEM 的蒙古栎更新幼苗的草本竞争机理分析

2.3.1 草本竞争的森林更新机理分析

草本竞争的机理模型如图 7 所示,该模型的 P 值为 0.13 ($>0.05, 0.1$),模型的 3 个拟合度指标均大于或接

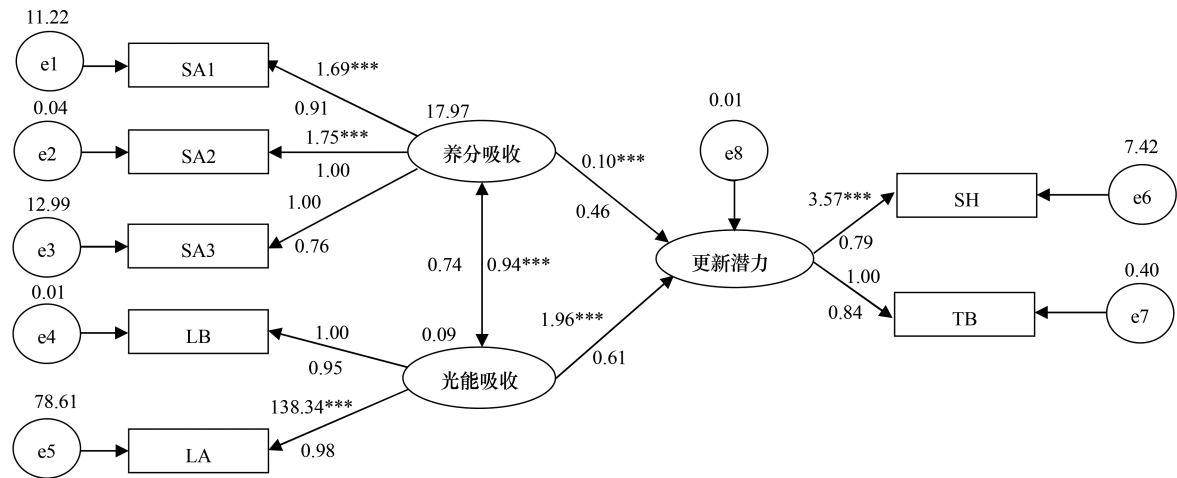


图 7 草本竞争对幼苗更新潜力的影响机理

Fig.7 The influence mechanism of herb competition on seedling regeneration potential

Cmin/DF = 1.5, $P = 0.13$, GFI = 0.93, AGFI = 0.82, CFI = 0.99; 线上为非标准化载荷, 线下为标准载荷; *** : $P < 0.001$

近 0.9, 这表明了模型的有效性。与此同时, 养分吸收对 SA1 和 SA2 的载荷分别为 1.69、1.75, 而光能吸收对 LA 的载荷为 138.34, 同时更新潜力对 SH 的载荷为 3.57, 对养分吸收及光能吸收的载荷分别为 0.10 和 1.96。光合作用同养分吸收之间的协方差为 0.94, 且均具有统计学意义。更新潜力对养分吸收与光能吸收作用的回归系数分别为 0.46 和 0.61, 表明二者存在显著的线性相关性。光能吸收同养分吸收之间的相关系数为 0.74, 表明二者存在显著的线性回归关系。

为了探究草本竞争对幼苗更新的作用机理, 本研究同时拟合了无竞争和全竞争两种条件下的机理模型 (图 8)。依据拟合指标, 在无竞争处理下, 更新潜力对养分吸收与光能吸收作用的载荷分别为 0.04 和 2.24, 光能吸收同养分吸收之间的协方差为 0.89。相对于无竞争处理而言, 全竞争下光能吸收同养分吸收之间的相关系数由 0.72 下降到 0.23, 更新潜力对光能吸收的回归系数由 0.88 下降到 0.23, 更新潜力对养分吸收的回归系数由 0.16 上升到 0.90。表明随着草本竞争的出现, 光能吸收同养分吸收之间的相关系数出现下降的趋势, 光能吸收对幼苗更新潜力的贡献显著降低, 相反养分吸收对幼苗更新潜力的贡献显著增加。

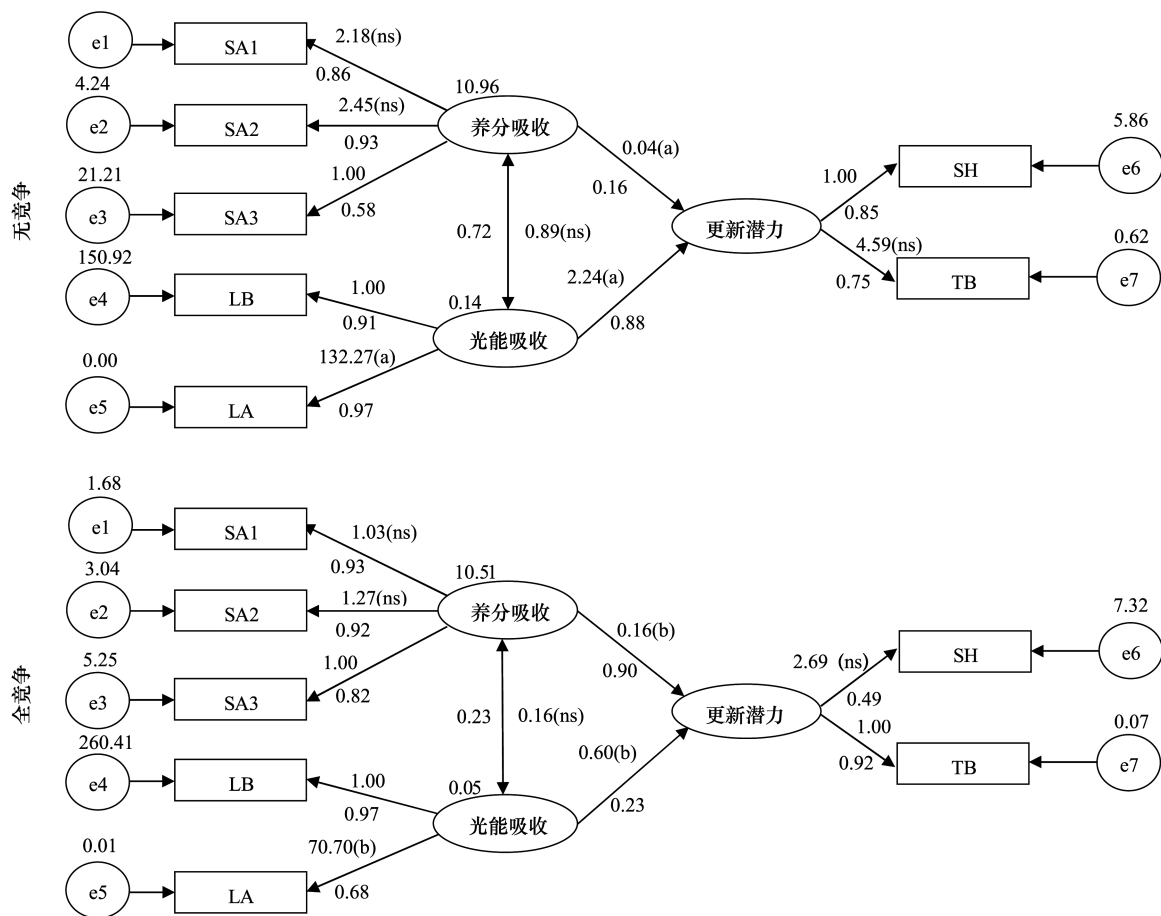


图 8 无竞争与全竞争条件下草本竞争对幼苗更新潜力的影响机理

Fig.8 The influence mechanism of herb competition on seedling regeneration potential under no competition and full competition conditions $C_{\min}/DF=1.21, P=0.217, GFI=0.89, AGFI=0.74, CFI=0.99$; 线上为非标准化载荷, 线下为标准载荷; 图中括号不同小写英文字母表示存在显著差异

2.3.2 森林更新中草本竞争的内在机理分析

草本竞争的内在组分模型如图 9 所示, 该模型的 P 值为 0.06 ($>0.05, 0.1$)。其中, 养分吸收对 SA1 和 SA2 的载荷分别为 1.74、1.63, 而光能吸收对 LA 的载荷为 183.59, 同时更新潜力对 SH 的载荷为 2.31; 更新潜力对养分吸收及光能吸收的载荷分别为 0.74 和 0.31, 光能吸收同养分吸收之间的协方差为 0.46。更新潜力对养

分吸收与光能吸收作用的回归系数分别为 0.74 和 0.31, 光能吸收同养分吸收之间的相关系数为 0.60, 表明二者存在显著的线性回归关系。

为了进一步探究草本竞争对幼苗更新的内在作用机理, 本研究同时拟合了地上竞争和地下竞争两种处理下的机理模型(图 10)。在地上竞争处理中, 更新潜力对养分吸收与光能吸收的载荷分别为 0.13 和 2.14, 光能吸收同养分吸收之间的协方差为 0.66。相较于地上竞争处理下, 地下竞争下更新潜力对光能吸收的回归系数由 0.88 下降到 0.23, 对光能吸收的回归系数由 0.29 上升到 0.53, 对养分吸收的回归系数由 0.77 下降到 0.72。光能吸收同养分吸收的相关系数由 0.71 下降到 0.27。结果表明当存在地下竞争时, 幼苗更新潜力对幼苗更新的贡献会出现上升的趋势, 然而光能吸收的贡献会出现下降的趋势, 光能吸收同养分吸收之间的相关系数会呈现显著下降的现象。

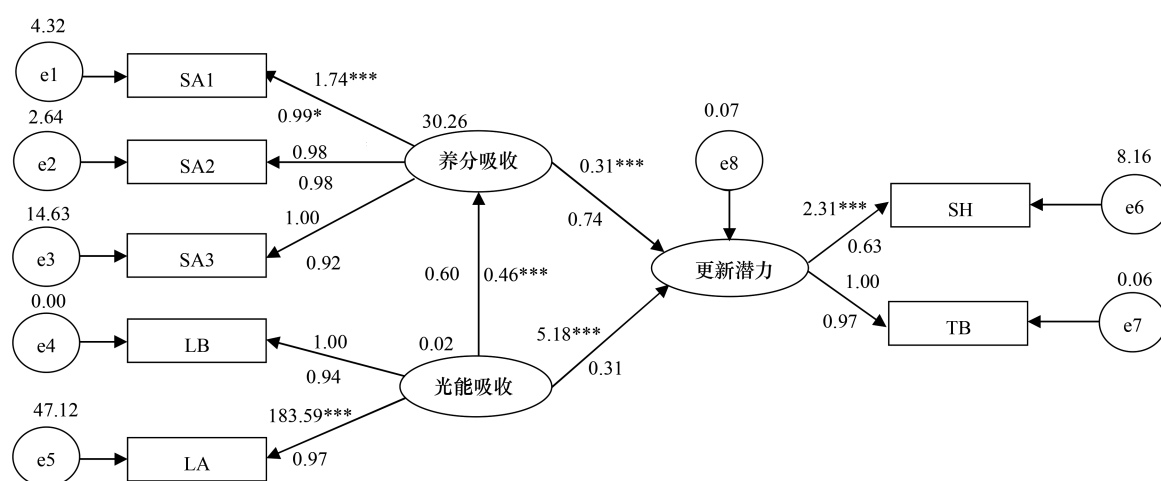


图 9 草本竞争内在组分对幼苗更新潜力的影响机理

Fig.9 The influence mechanism of herb competition intrinsic components on seedling regeneration potential

Cmin/DF=1.64, $P=0.06$, GFI=0.92, AGFI=0.80, CFI=0.98; 线上为非标准化载荷, 线下括号中为标准载荷; ***: $P<0.001$

3 讨论

3.1 森林更新早期影响幼苗更新潜力的因素

前人通过对更新幼苗苗高、总生物量等指标作为判断更新潜力大小的相应指标^[33-34]。与此同时,“光能吸收”因子亦可使用叶片总面积与叶片总生物量用以确定其光合作用能力^[35]。而木本植物幼苗通过细根获取水肥资源,其“养分吸收”因子利用细根内部三个亚径级根系表面积来表征其养分获取能力^[36]。本研究从能量方面考虑,选用叶片特性指标能够表征其对光能吸收的大小;从物质方面考虑,利用细根亚径级表面积能够衡量其对养分吸收的多少。此外,苗高以及总生物量更是分别从幼苗对光能争夺的优势、生长发育状况表明指标选取的合理性。

森林更新主要通过幼苗和幼树的更新来实现^[35],林下幼树物种多样性的高低反映林分更新能力的强弱,其草本竞争对幼苗生长效应已在实践中得到充分证明。不同草本竞争模式下各组效应独立存在,进而表明草本竞争对蒙古栎更新幼苗的影响是无法忽视的。对更新幼苗而言养分异质性的反应与相邻的竞争植物也有关系,相邻植物可通过利用型竞争来限制森林幼苗的生长^[37]。结果表明草本竞争及土壤养分状况因素对蒙古栎幼苗更新潜力的影响是显著的,发现不同草本竞争模型下更新幼苗生长效应指标存在显著差异。

3.2 草本竞争、土壤养分状况对幼苗更新潜力的影响

已有众多研究表明,草本竞争、土壤养分同幼苗苗高、叶片及根系特性指标间存在显著的相关性^[38-40]。显著影响蒙古栎更新幼苗生长效应的两大核心因素:首先是草本竞争,其次是土壤养分浓度。孟嘉欣等^[33]研

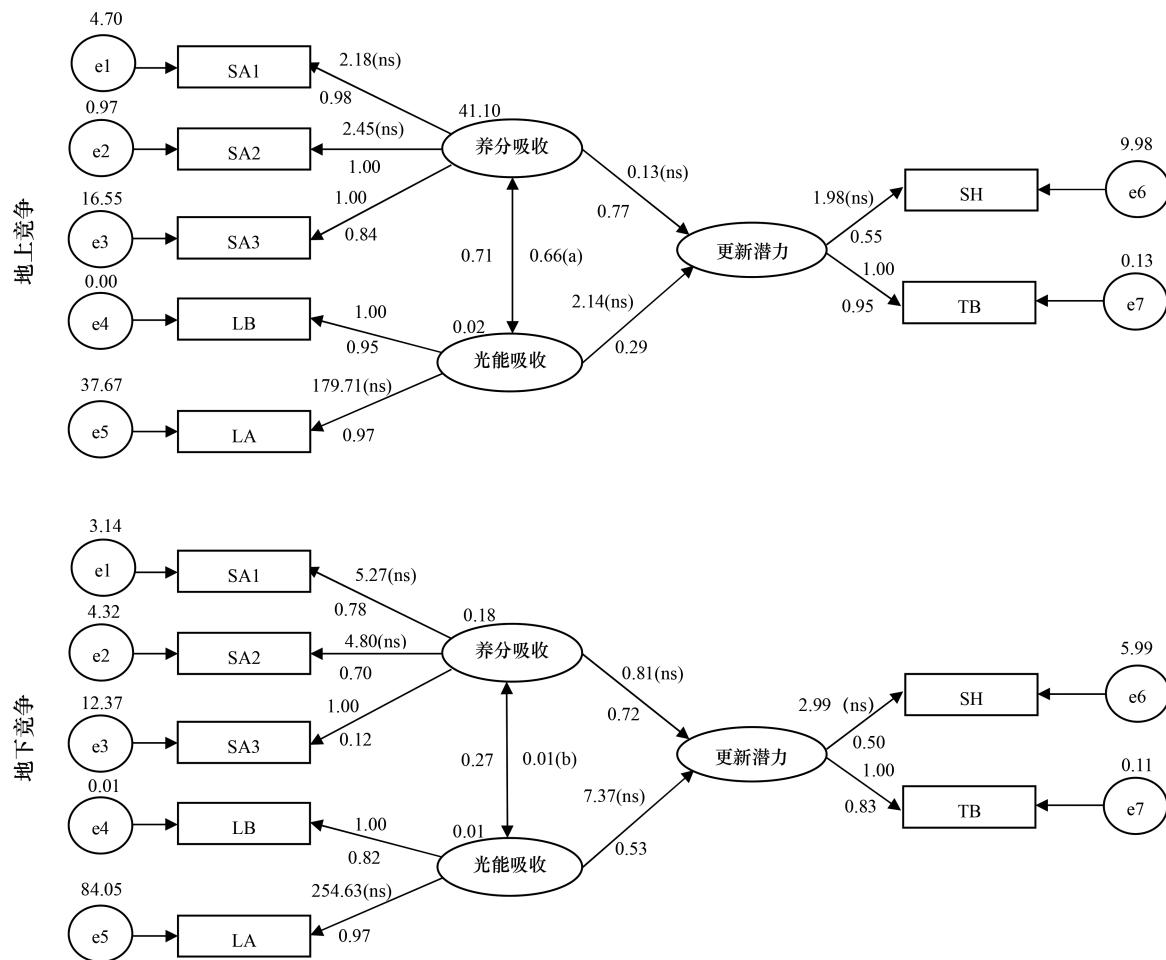


图 10 草本地上、地下竞争对幼苗更新潜力的影响机理

Fig.10 The influence mechanism of herb aboveground and underground competition on seedling regeneration potential

Cmin/DF=1.42, GFI=0.88, AGFI=0.69, CFI=0.97; 线上为非标准化载荷, 线下括号中为标准化载荷; 图中括号不同小写英文字母表示存在显著差异

究结果表明草本竞争对白桦 (*Betula platyphylla*) 与五角枫 (*Acer mono*) 阔叶幼苗的更新潜力具有显著影响, 与本研究的结果相似。本研究表明对更新潜力指标而言, 草本竞争因素主效应的贡献率为 80.66%、38.18%; 就叶片特性指标而言, 草本竞争因素主效应的贡献率分别为 67.49%、49.39%; 草本竞争因素主效应对根系特性指标的贡献率为 40.26%、59.09% 和 53.26%。姚甲宝等^[37]的研究结果表示木荷 (*Schima superba*) 种源在异质养分环境中具有干物质质量大, 氮、磷吸收效率高的特点, 表明当土壤养分环境改变时, 木荷种源的生长指标具有有显著差异, 这与本研究的结果一致。本研究草本竞争对蒙古栎更新幼苗生长指标仍然具有显著的抑制作用, 这说明草本竞争显著影响着蒙古栎幼苗的特性指标。较土壤养分浓度而言, 草本竞争对蒙古栎幼苗更新潜力的贡献率更为重要。张萌^[41]对草本竞争影响油松的研究的结果表明, 相较于土壤养分浓度而言, 草本竞争是显著抑制幼苗生长发育中更为关键的要素, 这与本研究结果相似。

为进一步探究不同草本竞争模式下更新幼苗生长的内在影响效应。Pageú 等^[42]在草本竞争对棕榈 (*Trachycarpus fortunei*) 苗木地上生物量分配的研究中, 说明草本根系竞争能够显著抑制棕榈的生长发育, 与本研究的结果一致。对于更新幼苗生长指标而言, 地下竞争效应的贡献率分别为 80.65%、70.80%、65.20%、70.62%、71.67%、73.79%、71.51%。Zhu 等^[43]对紫花针茅的研究中显示, 根系对地下资源的竞争在紫花针茅种群自疏中占主导地位, 这与本研究的结果一致, 在不同土壤养分状况下, 四种草本竞争处理显著影响着蒙古

栎幼苗更新潜力,地下竞争效应的贡献对幼苗更新潜力存在显著影响,而地上竞争对其的贡献率较小,二者的交互效应也不容忽视。这表明草本竞争效应普遍存在,其地下竞争效应组分的贡献率处于主导地位。

在自然界中,更新幼苗实际的生长环境往往较为复杂,因此,对幼苗更新潜力的联合分析已是普遍现象。本研究首次定量衡量草本竞争及土壤养分状况的交互效应是对更新幼苗研究的关键部分。Barker 等^[44]的研究结果表明草本竞争及土壤养分状况的交互作用对杨树幼苗的生长发育存在显著影响,而本研究再此基础上进一步明确了二者交互作用对幼苗更新潜力贡献的大小。本研究在土壤养分异质处理下,各效应组分的贡献率为:草本竞争主效应>二者交互效应>土壤养分浓度主效应,这充分说明在该处理下,其交互效应大于某一主效应的贡献率,这表明对草本竞争及土壤养分浓度交互效应是决定幼苗更新成败不容忽视的因素。

3.3 基于 SEM 的森林幼苗的更新机理

结构方程模型(SEM)属于第二代统计分析技术,是多元分析的利器^[45]。从本质上讲,该光能吸收、养分吸收及更新潜力可以作为更新幼苗生长效应的本质反映,而各生长指标之间的关系可简化为三个潜变量间的联系,从而使 SEM 更具说服力。

薛思雷等^[46]研究表明,蒙古栎幼苗需要充足的光照条件,本研究进一步通过 SEM 的表明,在草本竞争机理(无竞争和全竞争)的研究中,更新潜力对光能吸收的回归系数为 0.61,表明草本植物主要通过占据空间,争夺光照等手段,进而影响更新幼苗叶片的生长发育。而养分吸收同光能吸收之间的相关系数为 0.74,表明养分吸收会对光能吸收产生影响,反之亦然。通过 AMOS 软件的群组分析功能,同时验证了无竞争与全竞争条件下的草本竞争机理模型。随着草本竞争的出现,光能吸收同养分吸收之间的相关系数出现下降的趋势,光能吸收对幼苗更新潜力的贡献显著降低,相反养分吸收对幼苗更新潜力的贡献显著增加,表明蒙古栎更新幼苗生长各指标对草本竞争存在与否的响应是强烈的,草本竞争会显著抑制幼苗更新潜力。这与梁梦芳等^[47]对蕨类植物通过对光资源、养分资源的竞争进而影响到森林更新的研究结论相同。

在草本竞争内在机理(地上竞争和地下竞争)的研究中,更新潜力对养分吸收的回归系数为 0.74,这表明养分吸收决定草本竞争对幼苗更新潜力的内在作用机理。养分吸收同光能吸收之间的相关系数为 0.60,这同样表明光能吸收会对养分吸收产生影响。本研究同时验证了地下竞争与地上竞争条件下的草本竞争内在机理模型。当存在地下竞争时,更新潜力对幼苗更新的贡献会出现上升的趋势,然而光能吸收的贡献会出现下降的趋势,光能吸收同养分吸收之间的相关系数呈现显著下降的现象。当存在地上竞争时,其更新幼苗受地上部分光资源掠夺的影响,地上部分对光资源的获取能力相应减少,地下竞争中光合作用具有较高的占比。唐毅等^[48]对光资源对榆树(*Ulmus pumila*)幼苗研究结果表明,当存在地上竞争时,更新幼苗叶片部分的发育处于被“限制”状态,对光能吸收的能力不足,这即是养分吸收在更新幼苗早期生长中占据主导地位的根本原因,这与本研究的结论一致。

4 结论

本研究采用线性模型及结构方程模型,分析草本竞争和土壤养分状况对幼苗生长效应的影响,量化二者的相对重要性,尤其是交互效应。进一步探讨草本内在竞争模式对更新幼苗的影响,揭示草本竞争对蒙古栎幼苗更新的作用机理。

(1) 基于方差分析模型,较系统地、全面地探究草本竞争及土壤养分状况因素对蒙古栎幼苗更新潜力的影响,发现草本竞争模式中各组分效应独立存在,进而确定草本竞争因素下更新幼苗生长效应指标存在显著差异。在不同土壤养分状况下亦可得到相同结论。

(2) 基于线性模型,实现对草本竞争效应各组分的分解,尤其是二者的交互效应,定量分析草本竞争与土壤养分浓度各效应组分贡献的相对重要性。相较于土壤养分浓度而言,草本竞争对蒙古栎幼苗更新潜力的贡献率更为重要。草本内在组分的竞争效应普遍存在,其地下竞争效应组分的贡献率始终处于主导地位。

(3) 基于结构方程模型,揭示草本竞争对幼苗更新潜力的作用机理,基于群组分析,进一步探讨其内在组

分(地上、地下竞争)的作用途径,更加直观地显示各因素间的内在联系。草本竞争主要通过光能吸收作用于幼苗的更新过程;在其内在组分中地下竞争的影响更为重要。

参考文献(References):

- [1] 陈祥伟, 胡海波. 林学概论. 北京: 中国林业出版社, 2005.
- [2] 韩有志, 王政权. 森林更新与空间异质性. 应用生态学报, 2002, 13(5): 615-619.
- [3] Swamy V, Terborgh J, Dexter K G, Best B D, Alvarez P, Cornejo F. Are all seeds equal? Spatially explicit comparisons of seed fall and sapling recruitment in a tropical forest. Ecology Letters, 2011, 14(2): 195-201.
- [4] Valladares F, Niinemets Ü. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 2008, 39: 237-257.
- [5] 刘建锋, 杨文娟, 江泽平, 郭泉水, 金江群, 薛亮. 遮荫对濒危植物崖柏光合作用和叶绿素荧光参数的影响. 生态学报, 2011, 31(20): 5999-6004.
- [6] Thomas S C. Asymptotic height as a predictor of growth and allometric characteristics in Malaysian rain forest trees. American Journal of Botany, 1996, 83(5): 556-566.
- [7] DeMalach N, Zaady E, Weiner J, Kadmon R. Size asymmetry of resource competition and the structure of plant communities. Journal of Ecology, 2016, 104(4): 899-910.
- [8] Wang P, Weiner J, Cahill J F Jr, Zhou D W, Bian H F, Song Y T, Sheng L X. Shoot competition, root competition and reproductive allocation in *Chenopodium acuminatum*. Journal of Ecology, 2014, 102(6): 1688-1696.
- [9] Cahill J F, Lamb E G. Interactions between root and shoot competition and plant traits. HortScience, 2007, 42(5): 1110-1112.
- [10] Zhu Y H, Weiner J, Jin Y, Yu M X, Li F M. Biomass allocation responses to root interactions in wheat cultivars support predictions of crop evolutionary ecology theory. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 858636.
- [11] Schwinning S, Weiner J. Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants. Oecologia, 1998, 113(4): 447-455.
- [12] Zhang W P, Jia X, Damgaard C, Morris E C, Bai Y Y, Pan S, Wang G X. The interplay between above- and below-ground plant-plant interactions along an environmental gradient: insights from two-layer zone-of-influence models. Oikos, 2013, 122(8): 1147-1156.
- [13] 许静静, 李琦, 吴文景, Rashid Muhammad Haroon U, 马祥庆, 吴鹏飞. 垂直方向磷素竞争对杉木根系生长及生物量分配的影响. 生态学报, 2019, 39(6): 2071-2081.
- [14] 吴文景, 梅辉坚, 许静静, 马祥庆, 邹显花, 吴鹏飞. 供磷水平及方式对杉木幼苗根系生长和磷利用效率的影响. 生态学报, 2020, 40(6): 2010-2018.
- [15] 张萌, 刘宁, 王雪剑, 扬帆, 南宏伟. 降水和草本竞争对色木槭幼苗细根特征的影响. 森林与环境学报, 2021, 41(1): 44-50.
- [16] 刘卫敏, 南宏伟, 扬帆, 孟嘉欣, 储泽毅, 朱丙轩. 草本竞争对云杉更新苗叶片生物量和形态特性的影响. 西南林业大学学报(自然科学): 2023, 43(6): 19-25.
- [17] 费菲, 肖文娅, 刁娇娇, 管云云, 陈斌, 关庆伟. 林窗尺度对侧柏人工林土壤微生物生物量碳氮的短期影响. 生态学报, 2018, 38(3): 1087-1096.
- [18] Dudewicz E J. Multivariate analysis in the new century. American Journal of Mathematical and Management Sciences, 1998, 18(1/2): 1-5.
- [19] 许中旗, 黄选瑞, 徐成立, 许晴, 纪晓林. 光照条件对蒙古栎幼苗生长及形态特征的影响. 生态学报, 2009, 29(3): 1121-1128.
- [20] 李文英, 顾万春. 蒙古栎天然群体表型多样性研究. 林业科学, 2005, 41(1): 49-56.
- [21] 李晓敏, 严俊霞, 杜自强, 王琰. 庞泉沟自然保护区土壤呼吸空间分异性影响因素探测. 环境科学, 2022, 43(9): 4858-4866.
- [22] 李亚男, 李博. 庞泉沟自然保护区地衣物种多样性及区系研究. 中国野生植物资源, 2022, 41(9): 86-90.
- [23] 杨秀清, 史婵, 王旭刚, 马慧晶, 闫海冰. 关帝山寒温性云杉次生林样地树种组成、结构和空间分布. 生态学杂志, 2017, 28(5): 1421-1430.
- [24] 郭王永. 山西庞泉沟自然保护区典型森林群落功能多样性研究. 山西林业科技, 2012, 41(2): 16-18.
- [25] 张宏志. 赤峰城市风景园林植物资源: 献给北方地区城市生态环境的书. 内蒙古: 内蒙古科学技术出版社, 2020.
- [26] Bhadouria R, Singh R, Srivastava P, Tripathi S, Raghubanshi A S. Interactive effect of water and nutrient on survival and growth of tree seedlings of four dry tropical tree species under grass competition. Tropical Ecology, 2017, 58(3): 611-621.
- [27] McPhee C S, Aarssen L W. The separation of above- and below-ground competition in plants a review and critique of methodology. Plant Ecology, 2001, 152(2): 119-136.
- [28] 刘颖, 谷加存, 卫星, 许喙, 王政权. 树木不同着生位置 1 级根的形态、解剖结构和氮含量. 植物生态学报, 2010, 34(11): 1336-1343.
- [29] Pregitzer K S, DeForest J L, Burton A J, Allen M F, Ruess R W, Hendrick R L. Fine root architecture of nine North American trees. Ecological

- Monographs, 2002, 72(2): 293.
- [30] 洪伟. 试验设计与统计分析. 北京: 中国农业出版社, 2009.
- [31] 贺军, 刘卫敏, 南宏伟, 朱丙轩, 储泽毅. 基于小区观测的坡改梯工程水保效应机理研究. 水土保持通报, 2023, 43(1): 32-43.
- [32] Tabri N, Elliott C M. Principles and practice of structural equation modeling. Canadian Graduate Journal of Sociology and Criminology, 2012; 1(1): 59-60.
- [33] 孟嘉欣, 南宏伟, 郭晋平, 朱丙轩, 储泽毅. 草本竞争对白桦、五角枫更新幼苗高生长的影响. 应用与环境生物学报: 1-18[2024-03-08]. DOI: 10.19675/j.cnki.1006-687x.2022.12028.
- [34] 扬帆. 草本竞争对云杉更新幼苗根系特性的影响机制[D]. 晋中: 山西农业大学, 2022.
- [35] 张宇钦, 周广胜, 吕晓敏, 武炳义. 升温、光周期和氮添加变化对兴安落叶松幼苗叶黄期的影响分析. 生态学报, 2024, 44(1): 306-316.
- [36] 于飞, 王得祥, 史晓晓, 魏丽娟, 黄雅昆, 张洪武. 不同生态条件下松栎混交林 3 种优势乔木种群的更新规律. 西北植物学报, 2013, 33(5): 1020-1026.
- [37] 姚甲宝, 周志春, 楚秀丽, 徐红兵, 童建设. 异质养分环境下邻株竞争对 3 个木荷种源干物质积累及氮磷效率的影响. 生态学报, 2018, 38(5): 1780-1788.
- [38] 查美琴, 成向荣, 虞木奎, 韩有志, 汪成, 江斌. 不同混交比例对杉木和大叶榉幼苗功能性状的影响. 生态学报, 2021, 41(21): 8556-8567.
- [39] 王平, 王天慧, 周道玮, 张红香. 植物地上竞争与地下竞争研究进展. 生态学报, 2007, 27(8): 3489-3499.
- [40] 向言词, 彭少麟, 彭秀花, 蔡锡安, 饶兴权. 植物竞争对 3 种移植树苗生长的影响. 植物生态学报, 2005, 29(5): 724-729.
- [41] 张萌. 油松和云杉幼苗对草本竞争的适应性特征[D]. 晋中: 山西农业大学, 2021.
- [42] de Alencar Pageú A B, de Deus Ribeiro Lima O, Diniz D C, da Silva L S, Detert M E, Gehring C. Belowground competition and niche partitioning between the Babassu palm and *Urochloa* grass in eastern Amazonian pastures. Ecosphere, 2023, 14(11): e4687.
- [43] Zhu J T, Jiang L, Zhang Y J, Jiang Y B, Tao J, Tian L, Zhang T, Xi Y. Below-ground competition drives the self-thinning process of *Stipa purpurea* populations in northern Tibet. Journal of Vegetation Science, 2015, 26(1): 166-174.
- [44] Barker H L, Smith D, Stanosz G, Lindroth R L. Host genetics and environment shape fungal pathogen incidence on a foundation forest tree species, *Populus tremuloides*. Canadian Journal of Forest Research, 2016, 46(9): 1167-1172.
- [45] 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.
- [46] 薛思雷, 王庆成, 孙欣欣, 张命军. 遮荫对水曲柳和蒙古栎光合、生长和生物量分配的影响. 植物研究, 2012, 32(3): 354-359.
- [47] 梁梦芳, 刘何铭, 江山, 陈开超, 陈云奇, 杨庆松. 林下密集蕨类层生态学研究进展. 热带亚热带植物学报, 2022, 30(2): 291-300.
- [48] Tang Y, Jiang D M, Chen Z, Toshio O. 地上竞争与地下竞争对科尔沁沙地榆树幼苗生长的影响. 应用生态学报, 2011, 22(8): 1955-1960.