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

湖南栎类天然次生林大树对林下幼树物种多样性的影响

李昀珅 朱光玉 黄朗

Impact of large trees in natural secondary *Quercus* forests on the species diversity of understory saplings in Hunan Province

Li Yunshen, Zhu Guangyu, Huang Lang

引用本文:
李昀珅, 朱光玉, 黄朗. 湖南栎类天然次生林大树对林下幼树物种多样性的影响[J]. 北京林业大学学报, 2026, 48(2):114–124. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250243
Li Yunshen, Zhu Guangyu, Huang Lang. Impact of large trees in natural secondary *Quercus* forests on the species diversity of understory saplings in Hunan Province[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2026, 48(2):114–124. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250243

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250243

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

林窗对华北落叶松天然次生林林下物种多样性的影响

Effects of forest gaps on understory species diversity of *Larix principis–rupprechtii* natural secondary forest

北京林业大学学报, 2024, 46(6): 48–56. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220223

长白山典型天然林不同演替阶段物种多样性和结构多样性对生产力影响

Effects of species diversity and structural diversity on productivity in different succession stages of typical natural forest in Changbai Mountains of northeastern China

北京林业大学学报, 2021, 43(12): 1–8. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210071

青海省东北部森林林下物种多样性的驱动因素

Driving factors of understory species diversity in forest on the northeastern Qinghai Province of northwestern China

北京林业大学学报, 2024, 46(6): 28–37. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220334

基于Ripley *L*函数的云冷杉针阔混交林优势树种幼树的空间格局分析

Spatial pattern analysis of dominant tree species saplings in spruce–fir coniferous and broadleaved mixed forests based on Ripley *L* function

北京林业大学学报, 2024, 46(10): 1–10. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20230237

晋西黄土区典型人工林与天然林林下植被物种多样性差异及其影响因素

Differences and influencing factors of understory vegetation species diversity between typical plantations and natural forests in the loess area of western Shanxi Province, northern China

北京林业大学学报, 2025, 47(4): 103–116. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20240228

长白山阔叶红松林不同林层物种与结构多样性对群落生长的影响

Effects of species and structural diversity in different forest layers on community growth in broadleaved Korean pine forests in Changbai Mountain, northeastern China

北京林业大学学报, 2025, 47(8): 64–76. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20240368

DOI:10.12171/j.1000−1522.20250243

湖南栎类天然次生林大树对林下幼树物种多样性的影响

李昀珅　朱光玉　黄　朗
（中南林业科技大学林学院，湖南 长沙 410004）

摘要:【目的】大树是塑造天然次生林林下幼树物种多样性格局的重要因素。探讨大树对林下幼树物种多样性的影响规律，揭示天然次生林更新过程中的内在机制，以期为促进幼树更新提供科学依据。**【方法】**以湖南省栎类天然次生林为研究对象，在湖南省典型栎类群落分布区（平江芦头、桑植八大公山、郴州五盖山、宁乡青羊湖）设置 45 个 600 m^2 的固定样地，选择胸径、树高、冠幅、生物量和株数密度作为大树属性指标，采用 Margalef 指数、Pielou 均匀度指数和 Auclair & Goff 多样性指数来表征幼树物种多样性，利用 Pearson 相关性分析、多元逐步回归模型、典型相关性分析和路径分析，从不同多样性维度方面探索大树对林下幼树物种多样性的影响规律。**【结果】**（1）Pearson 相关性分析结果显示：大树生物量对幼树 Margalef 指数和 Auclair & Goff 指数分别具有极显著正向和负向影响（$P < 0.01$）；大树平均冠幅对幼树 Margalef 指数具有极显著正向影响（$P < 0.01$），对 Pielou 指数和 Auclair & Goff 指数分别具有显著的正向和负向影响（$P < 0.05$）；大树平均胸径对幼树各多样性相关指数均无显著影响；大树株数密度对幼树 Margalef 指数和 Auclair & Goff 指数分别具有极显著正向和负向影响（$P < 0.01$）。（2）多元逐步回归分析结果显示：幼树 Margalef 指数的主要影响因素为大树的生物量和平均树高，Pielou 指数的主要影响因素为平均冠幅，Auclair & Goff 指数的主导因素则是大树的生物量和株数密度。（3）典型相关性分析结果显示，大树与林下幼树的物种多样性在整体上存在显著的相关性，且大树的生物量和平均冠幅是影响幼树物种多样性综合指标的关键因素。（4）通过路径分析得出，大树平均冠幅对林下幼树物种丰富度和均匀度有显著的正向直接影响；大树生物量通过显著影响大树冠幅间接影响林下幼树物种多样性。**【结论】**在湖南栎类天然次生林中，大树的生物量和冠幅是影响林下幼树物种丰富度、均匀度和多样性指数的主要驱动因子，对幼树物种多样性具有显著的积极调控作用，通过合理营造大树适宜的生长环境，优化林分结构，可有效促进林下幼树的物种多样性。

关键词：栎类天然次生林；大树；幼树；物种多样性；林分结构；多元逐步回归；典型相关分析；森林经营
中图分类号：S792.18　**文献标志码：**A　**文章编号：**1000−1522(2026)02−0114−11
引文格式：李昀珅，朱光玉，黄朗. 湖南栎类天然次生林大树对林下幼树物种多样性的影响［J］. 北京林业大学学报，2026，48(2)：114−124. Li Yunshen, Zhu Guangyu, Huang Lang. Impact of large trees in natural secondary *Quercus* forests on the species diversity of understory saplings in Hunan Province［J］. Journal of Beijing Forestry University, 2026, 48(2): 114−124.

Impact of large trees in natural secondary *Quercus* forests on the species diversity of understory saplings in Hunan Province

Li Yunshen　Zhu Guangyu　Huang Lang
(College of Forestry, Central South University of Forestry and Technology, Changsha 410004, Hunan, China)

Abstract:［**Objective**］In natural secondary forests, large trees play an important role in shaping the species diversity pattern of understory saplings. In order to provide a scientific basis for promoting saplings regeneration, this study explored the pattern of the effect of large trees on species diversity of understory saplings and revealed the internal mechanism of natural secondary forest regeneration.［**Method**］This study

收稿日期: 2025−06−30　**修回日期:** 2025−10−15
基金项目: 国家自然科学基金面上项目（32271874）。
第一作者: 李昀珅。主要研究方向：森林经理。Email: lys01827@163.com　地址：410004 湖南省长沙市天心区中南林业科技大学林学院。
责任作者: 朱光玉，教授。主要研究方向：森林经理。Email: zgy1111999@163.com　地址：同上。
本刊网址: https://j.bjfu.edu.cn; https://journal.bjfu.edu.cn

took the natural secondary forests of *Quercus* in Hunan Province as the research object. 45 fixed plots of 600 square meters were set up in the typical distribution areas of *Q. communities* in Hunan Province (Lu Tou in Pingjiang, Badagong Mountain in Sangzhi, Wugai Mountain in Chenzhou, and Qingyang Lake in Ningxiang). The DBH, tree height, crown width, biomass and tree number density were selected as the growth indicators of large trees. Margalef index, Pielou evenness index and Auclair & Goff diversity index were used to characterize species diversity of saplings. Pearson correlation analysis, multiple stepwise regression model, canonical correlation analysis and path analysis were used. The effects of large trees on species diversity of understory saplings were explored from different diversity dimensions. [**Result**] (1) The results of Pearson correlation analysis showed that the biomass of large trees had extremely significant positive and negative effects on Margalef index and Auclair & Goff index of sapling, respectively ($P < 0.01$). The average crown width of large trees had significant positive effects on Margalef index ($P < 0.01$), and positively and negatively affected the Pielou index and Auclair & Goff index, respectively ($P < 0.05$). The average DBH of large trees had no significant effect on the diversity related indices of saplings. The number density of large trees had extremely significant positive and negative effects on the Margalef index and Auclair & Goff index of young trees respectively ($P < 0.01$). (2) The results of multiple stepwise regression analysis showed that biomass and average tree height were the main influencing factors of Margalef index of saplish trees, average crown width was the main influencing factor of Pielou index, and biomass and plant density were the dominant factors of Auclair & Goff index. (3) The results of canonical correlation analysis showed that there was a significant correlation between the species diversity of large trees and understory saplings, and the biomass and average crown width of large trees were the key factors affecting the comprehensive index of sapling species diversity. (4) Results from the path analysis showed that the average crown width of large trees had a significant positive direct effect on species richness and evenness of understory saplings. Large tree biomass indirectly affects understory sapling species diversity by significantly affecting large canopy width. [**Conclusion**] In the natural secondary forest of *Quercus* Hunan, the biomass and canopy width of large trees are the main driving factors affecting the richness, evenness and diversity index of sapling species, and have a significant positive regulation effect on sapling species diversity. Through building a suitable growth environment for large trees reasonably and optimizing the stand structure, the species diversity of sapling under the forest can be effectively promoted.

Key words: *Quercus* natural secondary forest; large trees; saplings; species diversity; forest stand structure; multiple stepwise regression; canonical correlation analysis; forest management

在森林生态系统中，资源再生产依赖“种子—幼苗—幼树—成树”自我更新过程的实现，其中幼树的生长动态决定其能否进入主林层，对群落的演替方向及生物多样性维持具有十分重要的作用[1−2]。作为生物多样性评估的核心指标，物种多样性水平主要依据特定空间尺度内物种组成特征及其分布异质性进行量化分析。研究[3−4]证实，物种多样性水平与生态系统功能显著正相关，较高的多样性可提升群落稳定性阈值，同时促进生态过程的稳定运行。当前物种多样性测度体系包含三大核心参数：表征物种数量的丰富度指数，反映个体分配均衡度的均匀度指数，以及整合多维信息的综合多样性指数。在物种丰富度评估中，Margalef 指数因能消除空间异质性干扰，相较于受样方尺度限制的 Gleason 指数更具优势[5]；针对种间个体数量分布特征，Pielou 指数凭借其参数稳定性成为均匀度测算的标准化解决方案[6]；就综合多样性指数而言，Auclair & Goff 指数通过融合相对密度参数，较 Whittaker 指数扩展了群落结构信息的解析维度，同时比 Shannon 指数更能敏锐地刻画物种更新阶段的群落结构差异[7−8]。林下幼树物种多样性特征与森林更新潜力之间有重要的联系[9]，与生态系统的功能冗余及恢复力强度呈现显著的协同效应[10]。

大树作为森林生态系统中的关键组成部分，通过改变林下的光照、水分、养分等微环境条件，直接影响幼树的生长与存活[11]。这种调控不仅来自物理遮蔽，还源于大树与幼树的功能联结：大树借助外生菌根网络向周围幼树输送碳与磷，显著提高周边幼树在干旱年的存活率[12]。对林分结构的异质性发育与生物多样性维持机制研究[13]发现，大直径的树木

个体作为关键驱动因子展现出显著的生态效应。大树构成了森林生物量储存的主体，其生物量与森林总生物量之间存在显著的正相关关系[14]，且为幼树生物多样性的发展提供了可靠的物质基础，如大树的枯枝落叶可形成腐质层为幼树生长提供养分[15]。此外，大树死亡或折干形成的林窗是影响幼树多样性的关键因素，相关研究[16]表明林窗面积存在生态最适区间。木荷(*Schima superba*)人工林试验进一步证实，中林窗内幼树更新密度可达非林窗的 2 倍，且幼苗高度、基茎显著优于大林窗与小林窗[17]。大树的根系发达，能够深入土壤吸收水分和养分，同时其树冠庞大，构建了稳定的幼树生长环境[18]。此外，大树还具有较强的抗逆性，在极端气候下会形成缓冲区域，降低对幼树的生存胁迫[19]。在冠层垂直结构方面，研究[20]发现大树叶片垂直分层是导致 2 m 以下的光合有效辐射呈指数递减，形成“林下弱光–林窗强光”的二元光环境的影响因素之一，这证明了冠层高度变异度对林下幼树物种多样性指数的提高具有一定的正向作用，且其作用强度超过土壤养分因子。因此，大树可以通过生境过滤与生态位分化的双重路径维持幼树共存稳态。但是，关于大树的生长如何具体影响幼树物种多样性尚未完全明确。因此，探究大树对林下幼树物种多样性的影响，不仅有助于揭示森林更新过程中的内在机制，还能为优化林分结构，促进幼树更新提供科学依据。

栎类(*Quercus* spp.)作为北半球温带和亚热带地区广泛分布的树种之一，以其丰富的物种多样性、强大的生态适应性和重要的经济价值而受到广泛关注[21]。在湖南地区，栎类天然次生林作为重要的森林资源，不仅具有重要的经济价值，在维护区域生态平衡、保护生物多样性等方面也发挥着重要作用[22]。本研究以湖南栎类天然次生林为研究对象，拟采用 Margalef 丰富度指数、Pielou 均匀度指数和 Auclair & Goff 多样性指数评估幼树物种多样性，利用 Pearson 相关性分析、多元线性逐步回归、典型相关分析和路径分析 4 种统计方法，在不同多样性维度上探讨大树对幼树物种多样性的影响机制，以期为提升栎类天然次生林中林下幼树物种多样性提出科学建议，为进一步揭示大树对林下物种多样性的影响机制提供理论依据。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

湖南省(24°38′ ~ 30°08′N，108°47′ ~ 114°15′E)位于中国中南部，地处长江中游南岸及洞庭湖水系核心区域，总面积 21.18 万 km^2，约占国土总面积的 2.21%。该区域作为典型亚热带湿润季风气候控制区，水热组合模式具有显著的季相节律特征：年均日照时间在 1 300 ~ 1 800 h 区间波动，年均降水量 1 200 ~ 1 700 mm，年均温度维持在 16 ~ 18 ℃。成土母质发育形成以红壤和黄壤为主的地带性土壤体系，其理化特性与区域气候形成稳定的耦合关系。截至 2019 年，湖南省林地总面积约为 1 300 万 hm^2，占省内土地总面积的 61.40%，森林覆盖率为 59.57%[23]。研究区为平江芦头、桑植八大公山、郴州五盖山和宁乡青羊湖 4 个典型栎类群落分布区，主要乔木树种包括青冈栎(*Cyclobalanopsis glauca*)、亮叶水青冈(*Fagus lucida*)、多脉青冈(*Cyclobalanopsis multinervis*)、甜槠(*Castanopsis eyrei*)、锥栗(*Castanea henryi*)、鹅耳枥(*Carpinus turczaninowii*)、樟树(*Cimamomum camphora*)、枫香(*Liquidamabar formosana*)、马尾松(*Pinus massoniana*)等；主要灌木树种包括山茶(*Camellia japonica*)、鹿角杜鹃(*Rhododendron latoucheae*)等。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置和调查

本研究于 2015 年 12 月至 2016 年 8 月期间，在平江芦头、桑植八大公山、郴州五盖山和宁乡青羊湖 4 个典型栎类群落分布区设置 45 个 600 m^2(20 m × 30 m)的固定样地，研究区概况见图 1。采用高精度 GPS 定位系统获取样方三维地理坐标(经度、纬度、海拔)，同步采集地形三维特征(坡向、坡度、坡位)、土壤剖面参数(腐殖质层厚度、枯落物积累量)及植被覆盖度指标(灌木层盖度、草本层盖度)等生境基础数据，详细情况见表 1。对样地内胸径 ≥ 5 cm 的乔木进行了每木检尺，记录其树种、树高、胸径、冠幅、郁闭度以及坐标等信息。此外，对样地内胸径 < 5 cm 的幼树(1 m ≤ 阔叶树种树高 ≤ 3 m；0.3 m ≤ 针叶树种树高 ≤ 3.0 m)进行了全面调查，记录了其树种、树高、地径(或胸径)、冠幅以及坐标等数据[24]。在本研究中，调查的幼树树种包括青冈栎、亮叶水青冈、多脉青冈、甜槠、锥栗等。基于样地内每木调查数据，统计林分的平均树高和平均胸径。选择栎类 3 ~ 5 株优势木，使用生长锥钻取其树芯以获取木质部生长轮信息，并据此确定优势木年龄，采用其平均年龄作为林分的年龄。

1.2.2 大树选取及其属性指标计算

考虑样地树木的实际胸径分布后，采用固定胸径和相对胸径结合的方法来定义大树[25−26]，具体流程见图 2。最终，在 45 块样地共选取了 131 株大树，且绝大部分大树胸径在 20 ~ 60 cm 之间，只有在八大公山分布区的个别大树超过了 60 cm。计算各个样地大树的属性指标，包括平均胸径、平均树高、平

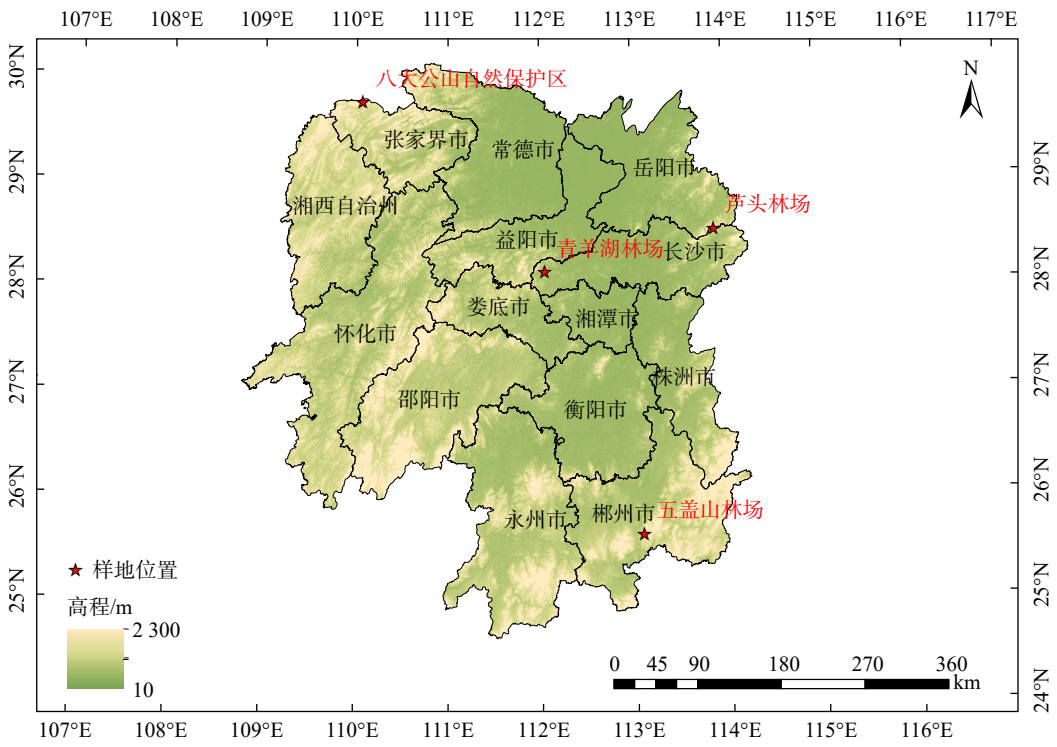


图 1　研究区概况图

Fig. 1　Overview map of the study area

表 1　调查样地的基本情况

Tab. 1　Basic situation of the survey plots

指标	芦头林场（28°33′N，113°54′E）	八大公山（29°47′N，110°05′E）	五盖山林场（25°39′N，113°06′E）	青羊湖林场（28°09′N，112°04′E）
样地数	13	9	10	13
海拔/m	965	1 499	1 222	175
坡度/(°)	29	36	27	36
土壤类型	黄棕壤	黄棕壤	黄棕壤	黄棕壤
土壤厚度/cm	77	74	60	81
腐殖质层厚度/cm	14.1	12.1	7.9	14.2
枯落物厚度/cm	3.0	4.0	1.0	2.6
郁闭度	0.80	0.83	0.86	0.75
乔木密度/(株·hm^{-2})	1 475	1 270	3 439	1 113
幼树株数密度/(株·hm^{-2})	255	448	493	358
林分年龄/a	46	49	23	29

注：海拔、坡度、土壤厚度、腐殖质层厚度、枯落物厚度、郁闭度、乔木密度、幼树株数密度和林分年龄数据为各分布区不同样地的平均值。

均冠幅、生物量和株数密度（表 2）。

乔木生物量估算公式[27]为

$$B_i = V_i D_i F_{\mathrm{BE}i}(1+R_i) \tag{1}$$

式中：B_i 为 i 树种（组）的生物量总量，V_i、D_i、$F_{\mathrm{BE}i}$ 和 R_i 分别为 i 树种（组）的蓄积量、木材密度、地上部分生物量扩展因子以及根茎比。其中，当优势树种为栎类时，$F_{\mathrm{BE}}=1.355$，$D=0.676$，$R=0.292$。

1.2.3　林下幼树物种多样性指数计算

从丰富度、均匀度和综合多样性 3 个方面来研究林下幼树物种多样性，三者分别选取 Margalef 丰富度指数、Pielou 均匀度指数以及 Auclair & Goff 多样性指数来探究林下幼树物种多样性。

Margalef 丰富度指数（D_{M}）计算公式[27]为

$$D_{\mathrm{M}} = (S-1)/\ln N \tag{2}$$

Pielou 均匀度指数（J_{si}）计算公式[27]为

$$J_{\mathrm{si}} = \frac{1-\sum_{i=1}^{S} P_i^2}{1-\frac{1}{S}} \tag{3}$$

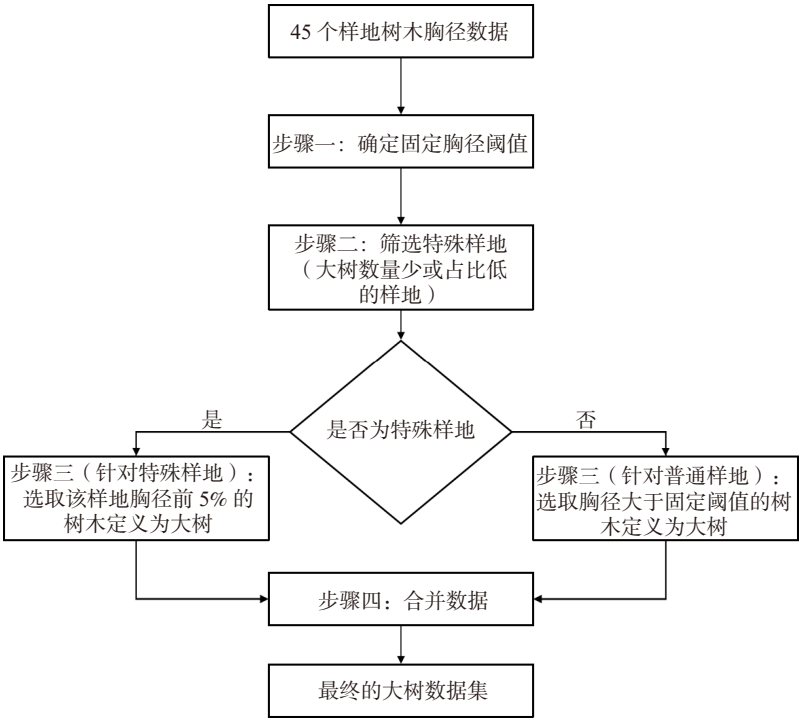


图 2 大树选取流程图

Fig. 2 Flowchart of large tree definition

表 2 大树基本信息

Tab. 2 Basic information of large trees

指标	芦头林场	八大公山	五盖山林场	青羊湖林场
样地数	13	9	10	13
大树株数	44	26	31	30
平均胸径/cm	40.0	47.7	32.9	32.9
平均树高/m	15.0	19.7	12.2	16.7
平均冠幅/m	3.8	4.9	3.1	3.0
生物量/(t·hm^{-2})	1.0	2.2	0.7	0.6
株数密度/(株·hm^{-2})	76	61	68	55

Auclair & Goff 多样性指数(D_{AG})计算公式[27]为

$$D_{AG} = \sqrt{\sum P_i^2} \tag{4}$$

式中：S 为群落中物种的数目；N_i 为幼树物种 i 的重要值，N 为群落中总物种个数；P_i 为第 i 种物种相对重要值，即物种 i 的重要值和与样地内物种重要值总和的比值。

1.2.4 Pearson 相关分析

利用 Pearson 相关分析[28]初步判断大树属性指标与幼树多样性之间的单因素相关性，解释大树平均胸径、平均树高、平均冠幅、生物量、株数密度与幼树 Margalef 丰富度指数、Pielou 均匀度指数和 Auclair & Goff 多样性指数之间的相关关系。

1.2.5 多元逐步回归分析

在 Pearson 相关分析的基础上，本研究构建多维驱动因子筛选模型，旨在辨识大树属性指标中对林下幼树多样性形成发挥主导作用的特征参数。尽管大树属性源于个体测量，但每株大树通过树冠遮阴、根系菌根扩展及凋落物输入等方式影响其周围半径数米至 10 余米的区域，这些微环境效应在样地尺度上相互叠加，最终表现为可覆盖全样地的生境异质性[29−30]。以幼树物种多样性指标作为响应变量，以大树属性指标为解释变量，建立逐步回归分析框架。当新解释变量通过前向纳入准则[31]进入模型时，同步对既有变量进行后向剔除检验，直至达到解释变量集的最优组合状态为止。依据模型决定系数(R^2)与统计显著性($P < 0.05$)双重验证准则，最终确定最优解释模型[31]，从而揭示多个大树属性指标对幼树多样性的综合影响。

1.2.6 典型相关分析

采用典型相关分析[32]从整体的角度分析大树生长状况与幼树物种多样性的相关性，以第 1 组大树属性指标和第 2 组幼树多样性指标为基础，分别以其线性组合构成两个具有最大统计相关性的随机变量，即为典型变量。重复迭代上述过程，直至提取所有典型变量 u_1 和 v_1，从中得到相关性最大的线性组合，并得到相应的标准化典型相关系数，揭示两组变量间的相关性。提取通过典型相关系数检验($P < 0.05$)的典型变量组合，根据典型变量的典型载荷进行线性方程组的拟合，典型相关系数的检验采用 Bartlett χ^2 检验。将原始数据代入典型变量方程中得

到关于 u_1、v_1 的散点图，根据散点线性拟合效果判断大树属性指标与幼树物种多样性指标之间是否存在整体上的相关性。

1.2.7　*路径分析*

相关分析可初步揭示大树属性与幼树物种多样性之间的相关性，但不够全面，结果会带有一定的片面性。相比之下，路径分析更为精确，对数据的统计更加符合实际。因此，通过相关分析和回归分析得到影响幼树物种多样性的大树属性主导因子后，可再通过路径分析构建路径图，进一步探究变量之间的相互影响，验证理论假设。具体而言，将研究变量按照某种依据进行单箭头或双箭头的连接，构成路径图，单箭头所指的方向为两个变量的影响路径，双箭头表示两个相关变量。根据卡方统计量相对应的 P 值、拟合优度指数（GFI）、相对拟合指数（CFI）和近似均方根误差（RMSEA）进行模型评价与修正，具体的准则为 $P > 0.05$，GFI > 0.9，CFI > 0.9，RMSEA < 0.10。若模型拟合效果不佳，根据路径修正系数和理论分析对模型进行修正。

1.3　数据处理

采用 Excel 2021 整理实验数据，计算各样地大树属性指标及幼树多样性指标。经检验，所有样本数据均服从正态分布（$P > 0.05$），利用 SPSSAU（https://spssau.com）在线平台对数据进行统计分析，采用 Origin 2024 制图。

2　结果与分析

2.1　大树属性指标与幼树物种多样性指标的分异特征

在 45 块样地中，大树生物量和林下幼树 Margalef 丰富度指数的变化较大，变异系数分别为 94.49% 和 63.36%；林下幼树 Pielou 均匀度指数变化比较小，变异系数仅为 9.42%（表 3）。这表明不同样地间大树生物量和幼树物种丰富度的差异较大，而幼树均匀度的差异较小。

2.2　大树属性指标与幼树物种多样性的 Pearson 相关分析

对 45 块样地的大树属性指标和林下幼树生物多样性指标进行 Pearson 相关性检验，结果（图 3）表明，幼树物种 Margalef 丰富度指数与大树平均冠幅、生物量以及株数密度存在极显著相关关系，与大树平均胸径和平均树高相关性不显著。幼树物种 Pielou 均匀度指数与大树平均冠幅之间存在显著相关关系，与其他 4 个大树属性指标相关性不显著。幼树 Auclair & Goff 多样性指数与大树平均冠幅呈现显著负相关关系，与大树生物量、株数密度呈现极显著负相关关系，而与大树平均胸径和树高无显著相关关系。

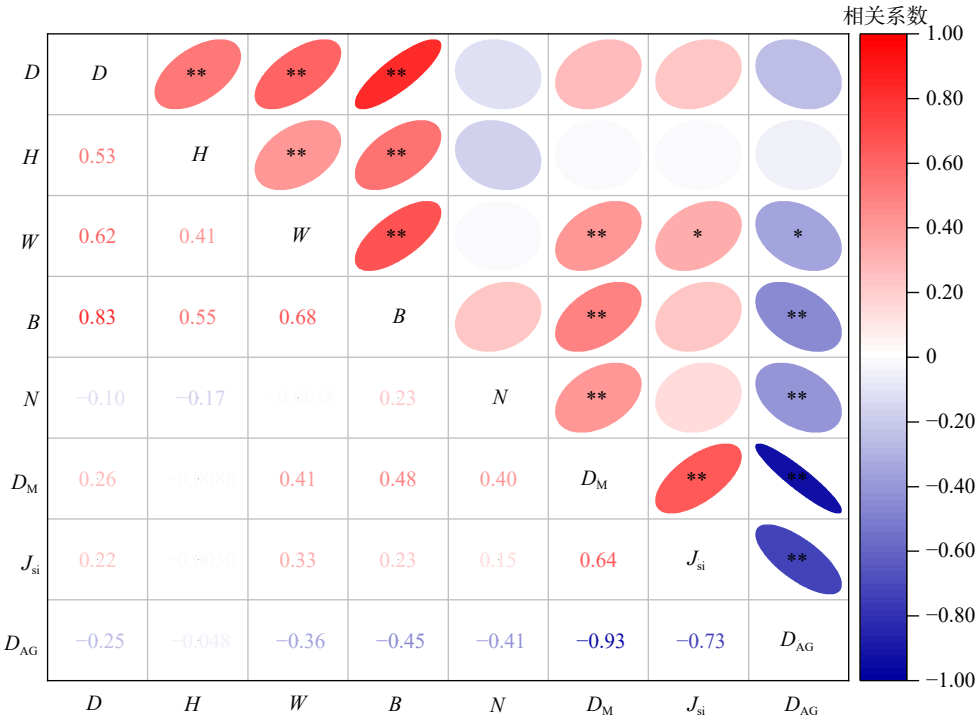
2.3　大树属性指标与幼树物种多样性的多元逐步回归分析

通过 Pearson 相关分析可以初步判断大树属性指标与幼树物种多样性之间有一定的关联性。在此基础上，构建多元逐步回归模型，以 Margalef 丰富度指数、Pielou 均匀度指数及 Auclair & Goff 多样性指数为响应变量，大树平均胸径、平均树高、平均冠幅、生物量和株数密度为解释变量，建立多元线性回归方程，进行多元逐步回归分析，筛选影响下幼树物种多样性的关键指标。结果（表 4）显示，表征物种丰富度的 Margalef 丰富度指数，反映种间分配均衡的 Pielou 均匀度指数及 Auclair & Goff 多样性指数的标准化回归方程均通过了显著性检验（$P < 0.05$），且排除了多重共线性影响（VIF < 5）。其中，Margalef 指数回归方程选择了大树平均树高和生物量（R^2 为 0.337），Pielou 指数回归方程选择了大树平均冠幅（R^2 为 0.111），Auclair & Goff 指数回归方程选择了大树生物量和株数密度（R^2 为 0.302）。结果表明，幼树丰富度指标的主要影响因子是大树平均树高和生物量，幼树均匀度指标的主要影响因子是大树平均

表 3　大树属性指标与幼树物种多样性指数的基本数量特征

Tab. 3　The fundamental quantitative characteristics of the large tree growth indicators and the species diversity index of saplings

指标		平均值	标准差	变异系数/%
大树属性指标	平均胸径（D）/cm	38.3	10.0	26.04
	平均树高（H）/m	15.9	3.6	22.88
	平均冠幅（W）/m	3.7	1.0	27.16
	生物量（B）/（t·hm^{-2}）	3.12	3.00	94.49
	株数密度（N）/（株·hm^{-2}）	65.0	21.7	33.37
幼树物种多样性指标	Margalef丰富度指数（D_M）	1.2	0.8	62.36
	Pielou均匀度指数（J_{si}）	0.9	0.1	9.42
	Auclair & Goff多样性指数（D_{AG}）	0.6	0.2	32.75



*表示在 0.05 水平上显著相关；**表示在 0.01 水平上显著相关。

图 3 大树属性指标与林下幼树物种多样性之间的 Pearson 相关关系

Fig. 3 The Pearson correlation between the growth indicators of large trees and the species diversity of understory saplings

表 4 大树属性指标与幼树物种多样性的多元逐步回归分析

Tab. 4 Multivariate stepwise regression analysis of the growth indicators of large trees and the species diversity of understory saplings

物种多样性指标	多元逐步回归方程	R^2	P
Margalef丰富度指数(D_M)	$D_M = 0.175B - 0.081H + 1.945$	0.337	< 0.01
Pielou均匀度指数(J_{si})	$J_{si} = 0.029W + 0.759$	0.111	0.04
Auclair & Goff多样性指数(D_{AG})	$D_{AG} = -0.026B - 0.003N + 0.910$	0.302	< 0.01

冠幅，幼树多样性综合指标的主要影响因子是大树生物量和株数密度。但 3 个回归方程模型的 R^2 均不高，暗示着幼树物种多样性还可能受到其他因素的影响。

2.4 大树属性指标与幼树物种多样性的典型相关分析

通过典型相关分析进一步探讨大树属性与幼树物种多样性整体上的相关性，共提取了 3 对典型相关变量，但只有第 1 对典型变量通过了显著性检验（$P < 0.05$）（表 5）。因此，通过分析第 1 对典型变量的相关性进而探究大树属性指标与幼树物种多样性两组变量之间整体上的相关性。典型变量的相关系数体现了原始变量在提取的典型变量表达式中的重要性，鉴于原始变量存在计量单位的差异，本文将各典型系数进行标准化处理，详见表 5。

基于标准化相关系数结果，可推导出第 1 对典型变量的典型相关方程。

$$u_1 = 0.771D + 0.648H - 0.491W - 1.443B + 0.057N \quad (5)$$

$$v_1 = -0.946D_M + 0.292J_{si} + 0.247D_{AG} \quad (6)$$

式中：u_1 为大树属性指标线性组合得分值，v_1 为幼树物种多样性指标线性组合得分值。

从第 1 对典型变量的典型相关方程中可以看出，在第 1 典型变量 u_1 中，大树生物量 B 的典型载荷最大（−1.443），大树平均胸径的典型载荷较大（0.771）；在第 1 典型变量 v_1 中，Margalef 丰富度指数的典型载荷最大（−0.946），Pielou 均匀度指数和 Auclair & Goff 多样性指数的典型载荷相差不大。由此可以看出：大树生物量是影响幼树物种多样性的主导因子，大树胸径是重要因子；而林下幼树物种 Margalef 丰富度指数对大树属性指标最为敏感。

将各样地原始数据带入第 1 对典型变量相关方程中得到相关得分散点图（图 4），发现 u_1 和 v_1 存在较显著的线性关系，二者的得分散点较均匀地分布在拟合线的两端，说明大树属性指标和林下幼树多

表 5　3 对典型变量标准化的相关系数

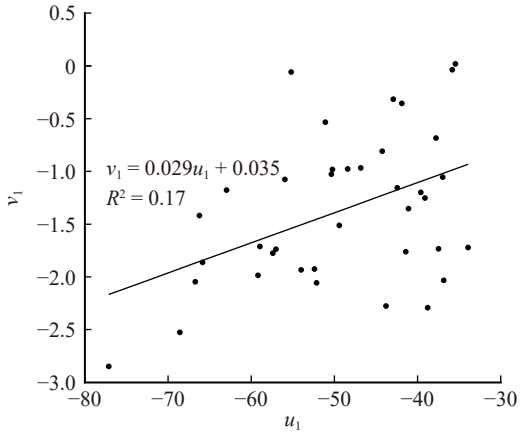
Tab. 5　The standard correlation coefficients of 3 typical variables

指标	典型变量 1（$P = 0.03$）	典型变量 2（$P = 0.62$）	典型变量 3（$P = 0.52$）
D	0.771	1.812	−0.089
H	0.648	0.398	0.947
W	−0.491	0.688	−0.724
B	−1.443	−2.222	0.505
N	0.057	0.938	0.258
D_M	−0.946	−1.365	−1.381
J_{si}	0.292	0.881	−1.119
D_{AG}	0.247	−1.036	−2.174

样性指标在整体上的相关性较为显著。

2.5　大树属性指标与幼树物种多样性的路径分析

基于上述分析结果，将大树平均冠幅、生物量以及株数密度设为 3 个主导因子，预设 3 个主导因子之间的影响路径，构建主导因子与林下幼树物种多样性之间的路径分析图（图 5），模型检验指标（$P = 0.311$，GFI = 0.969，RMSEA = 0.072，CFI = 0.995）均符合拟合准则。结果发现：大树平均冠幅对林下幼树物种丰富度和均匀度有显著的直接影响，其标准化路径系数分别为 0.453 和 0.334（$P < 0.01$）。大树生物量和株数密度对林下幼树物种多样性没有显著的直接影响，但大树生物量可通过显著影响大树平均冠幅（标准化路径系数为 0.713，$P < 0.01$），间接影响林下幼树物种多样性。



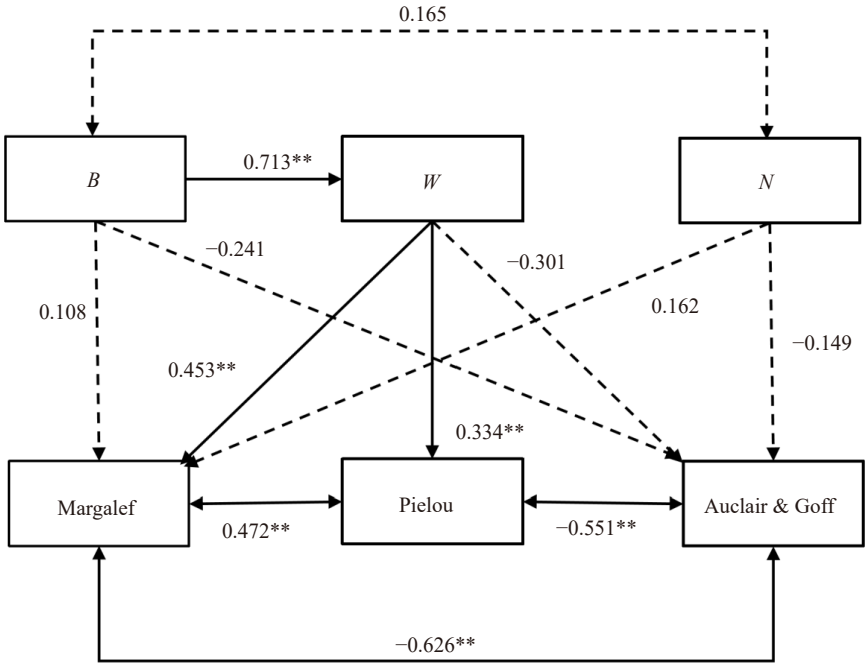
u_1 为大树属性指标线性组合得分值，v_1 为幼树物种多样性指标线性组合得分值。

图 4　大树属性指标与林下幼树多样性典型相关得分散点图

Fig. 4　Scatter plot of typical correlation between large tree growth indicators and diversity of understory saplings

3　讨　　论

在亚热带天然次生林中，大树通过资源再分配影响林下幼树更新已被广泛研究，但具体哪些大树属性决定幼树物种多样性仍缺少系统量化，导致经营措施缺乏可操作的指标。针对此科学问题，本研究以湖南栎类天然次生林为对象，测定大树各属性指标，并利用 4 种统计方法从不同多样性维度上综合探讨了大树属性指标（包括胸径、平均高、平均冠幅、生物量和株数密度）对幼树物种丰富度、均匀度



连续直线表示存在显著直接影响，线上的值是标准化路径系数，** 表示在 0.01 水平上存在显著影响，虚线黑色箭头表示直接影响不显著。

图 5　林下幼树多样性和主导因子的路径分析

Fig. 5　Path analysis of understory sapling diversity and dominant factors

和多样性的影响，研究结果将为促进林下幼树物种多样性提供科学依据。

结果表明，大树生物量和平均冠幅是影响林下幼树物种多样性的主要驱动因子，但其作用机制在不同的多样性维度上表现出一定的差异性。Pearson 相关分析表明，随着大树生物量和平均冠幅的增大，幼树的 Margalef 丰富度指数和 Pielou 均匀度指数随之增大，而 Auclair & Goff 多样性指数随之减小，这与邱华等[33]的研究结果一致。这可能是因为大树的庞大生物量对资源有着更强的控制力，但这种控制力可能通过促进不同物种之间的竞争，从而为林下幼树提供了更多的生态位，进而增加了幼树的多样性[34−35]。同时，大树的冠层结构通过调节和重新分配自然资源（如降雨和阳光），为幼树提供了更多的生长空间，从而有利于林下幼树物种多样性的提高[36]。同时，大树庞大的生物量和丰富的冠层结构可为林下带来更多枯落物，为林下幼树带来更好的生长环境。另外，大树的株数密度也对幼树的生长有着一定的影响。在一定范围内，大树密度越高，林下幼树的生长状况越好。然而，当大树密度超过一定阈值时，种子捕食者、病原菌和叶食性昆虫的聚集性迅速增强，可能会导致在母树周围一定范围内的幼树出现显著死亡，即典型的负密度制约[37]。这种“正−负”反馈交替使得中等母树密度下的幼树多样性达到峰值，解释了本研究在大树密度较低时，幼树物种多样性会随着大树密度的升高而提升的现象。而多元逐步回归分析和典型相关分析的结果说明大树平均树高也是影响林下幼树物种多样性的重要指标，大树的树高会间接影响林冠的遮蔽作用，从而影响林下幼树的物种多样性。这种遮蔽作用可能是导致物种丰富度降低的关键因素。在基于上述分析的基础上，通过路径分析得出影响林下幼树物种多样性的大树属性主导因子为大树平均冠幅，而大树生物量通过影响大树冠幅间接影响了林下幼树物种多样性。因此，大树对林下幼树多样性的作用可能更多是源于其结构多样性，冠层结构异质性的提高会使林下物种多样性显著增加，其作用强度可能高于平均胸径或平均树高本身。值得注意的是，各回归模型的决定系数（R^2）均不高，这表明大树的生物量、平均树高和平均冠幅等指标仅能部分解释幼树物种丰富度、均匀度和多样性的变异。暗示着除了成熟林木的属性指标外，其他因子同样可能对幼树物种多样性起到了重要的调控作用。

综上，平均冠幅与生物量是大树驱动幼树多样性的关键属性指标，这为林下幼树管理提供了可测度的大树属性指标，并为次生林明确了“优先保留大冠幅个体”的经营方向，是现行抚育框架与后续经营优化方案的重要补充。但本研究主要分析了大树属性对幼树物种多样性的直接影响，而未深入探讨间接作用和交互效应。例如，大树可能通过凋落物改变土壤肥力以及创造丰富的微生物群落，从而改变立地因子和环境因子，进一步影响幼树物种多样性[38]。此外，不同林分类型中，不同类型的大树对林下幼树群落的作用机制可能存在显著差异[39]。未来可结合结构方程模型（SEM）等更复杂的分析方法，系统评估大树与环境协同效应，构建更具普适性的经营参数体系。

4 结　　论

本研究综合 4 种统计方法的结果表明，大树生物量和平均冠幅是影响林下幼树物种多样性的主要驱动因子。其中，大树平均冠幅为主导因子，对幼树物种多样性有显著的正向影响，而大树生物量通过影响大树平均冠幅间接影响林下幼树物种多样性。此外，大树胸径在多样性调控中也发挥了重要的作用，可能通过调节资源分配和竞争格局间接影响林下群落结构。基于上述研究结果，森林经营实践中可以通过优化林分结构，为大树提供更加友好的生长环境，使得大树能够持续稳定地提高生物量，从而提升林下幼树群落的物种多样性。同时，可通过适当调整大树的冠幅以达到调控森林整体郁闭度的效果，从而避免过度竞争对阳光、雨水等资源分配的负面影响，为幼树物种多样性的提升提供良好的自然环境。此外，后续研究应结合环境因子和长期监测，进一步深入揭示成熟林木与幼树群落之间的复杂关系，为森林可持续经营和生态系统服务提升提供科学依据。

参 考 文 献

[1] 韩有志, 王政权. 森林更新与空间异质性 [J]. 应用生态学报, 2002, 13(5): 615−619.
Han Y Z, Wang Z Q. Spatial heterogeneity and forest regeneration [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2002, 13(5): 615−619.

[2] Burger A J. Management effects on growth, production and sustainability of managed forest ecosystems: past trends and future directions [J]. Forest Ecology and Management, 2009, 258(10): 2335−2346.

[3] 雷相东. 东北过伐林区几种典型森林类型的物种和林分结构多样性及采伐的影响研究 [D]. 北京: 北京林业大学, 2000.
Lei X D. Studies on plant species diversity and stand structural diversity of typical forest types and cutting effects on them in over-logged forests in northeastern China [D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2000.

[4] Hector A, Bagchi R. Biodiversity and ecosystem

multifunctionality [J]. Nature, 2007, 448: 188−190.

[5] 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 [J]. 生态学报, 2018, 38(15): 5404−5412.
Zhu G Y, Xu Q G, Lü Y. Effects of stand spatial structure on species diversity of shrubs in *Quercus* spp. natural secondary forests in Hunan Province [J]. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(15): 5404−5412.

[6] Pielou E C. The measurement of diversity in different types of biological collections [J]. Journal of Theoretical Biology, 1966, 13: 131−144.

[7] Whittaker R H. Dominance and diversity in land plant communities: numerical relations of species express the importance of competition in community function and evolution [J]. Science, 1965, 147: 250−260.

[8] Auclair A N, Goff F G. Diversity relations of upland forests in the western Great Lakes area [J]. The American Naturalist, 1971, 105(946): 499−528.

[9] 康冰, 刘世荣, 王得祥, 等. 秦岭山地典型次生林木本植物幼苗更新特征 [J]. 应用生态学报, 2011, 22(12): 3123−3130.
Kang B, Liu S R, Wang D X, et al. Regeneration characteristics of woody plant seedlings in typical secondary forests in Qinling Mountains [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2011, 22(12): 3123−3130.

[10] 马姜明, 李昆. 森林生态系统稳定性研究的现状与趋势 [J]. 世界林业研究, 2004, 17(1): 15−19.
Ma J M, Li K. Current situation of research and prospects on forest ecosystem stability [J]. World Forestry Research, 2004, 17(1): 15−19.

[11] Pelt V R , Franklin F J. Influence of canopy structure on the understory environment in tall, old-growth, conifer forests [J]. Canadian Journal of Forest Research, 2000, 30(8): 1231−1245.

[12] Liu X J , Huang Y Y, Chen L, et al. Species richness, functional traits and climate interactively affect tree survival in a large forest biodiversity experiment [J]. Journal of Ecology, 2022, 110(10): 2522−2531.

[13] 韩大校, 王烁, 刘亭亭, 等. 大树在森林中的作用和影响因素的研究进展 [J]. 温带林业研究, 2021, 4(4): 4−10.
Han D X, Wang S, Liu T T, et al. Research progress on the role and influencing factors of large trees in the forest: a review [J]. Journal of Temperate Forestry Research, 2021, 4(4): 4−10.

[14] Lutz A J, Larson J A, Swanson E M, et al. Ecological importance of large-diameter trees in a temperate mixed-conifer forest [J]. PLoS ONE, 2018, 7(5): e36131.

[15] Lutz A J, Furniss J T, Johnson J D, et al. Global importance of large-diameter trees [J]. Global Ecology and Biogeography, 2018, 27(7): 849−864.

[16] 刘昌, 路琦, 汪生财, 等. 林窗对黄檗幼树空间分布及生长发育的影响 [J]. 北京林业大学学报, 2024, 46(2): 9−17.
Liu C, Lu Q, Wang S C, et al. Effects of forest gaps on the spatial distribution and growth of *Phellodendron amurense* saplings [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(2): 9−17.

[17] 刘海英, 蒋仲龙, 姚任图, 等. 木荷林窗微环境特征及幼苗更新研究 [J]. 西南林业大学学报 (自然科学), 2022, 42(5): 56−63.
Liu H Y, Jiang Z L, Yao R T, et al. Microenvironment characteristics and dynamic regeneration of seedlings in *Schima superba* forest gaps [J]. Journal of Southwest Forestry University (Natural Sciences), 2022, 42(5): 56−63.

[18] Bastin J F, Barbier N, Réjou-Méchain M, et al. Seeing central African forests through their largest trees [J]. Scientific Reports, 2015, 5(1): 13156.

[19] Martin T , Brown K , Kučera J , et al. Control of transpiration in a 220-year-old *Abies amabilis* forest [J]. Forest Ecology and Management, 2001, 152(1): 211−224.

[20] 余秋伍, 杨菁, 沈国春. 浙江天童常绿阔叶林林冠结构与群落物种组成的关系 [J]. 植物生态学报, 2022, 46(5): 529−538.
Yu Q W, Yang J, Shen G C. Relationship between canopy structure and species composition of an evergreen broadleaf forest in Tiantong region, Zhejiang, China [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2022, 46(5): 529−538.

[21] 张晓姗, 高嘉, 王洪永, 等. 我国栎树引种及其营养生长研究进展 [J]. 江苏林业科技, 2024, 51(2): 48−52.
Zhang X S, Gao J, Wang H Y, et al. Research progress on the introduction and vegetative growth of *Quercus* species in China [J]. Journal of Jiangsu Forestry Science & Technology, 2024, 51(2): 48−52.

[22] 钱升平, 吕飞舟, 边更战, 等. 基于简单竞争指标的青冈栎次生林林木竞争单元构建 [J]. 林业资源管理, 2016(2): 56−61.
Qian S P, Lü F Z, Bian G Z, et al. Structure of tree competition unit of *Cyclobalanopsis glauca* secondary forest based on simple competition index [J]. Forestry Resources Management, 2016(2): 56−61.

[23] 黄朗, 朱光玉, 康立, 等. 湖南栎类天然次生林幼树更新特征及影响因子 [J]. 生态学报, 2019, 39(13): 4900−4909.
Huang L, Zhu G Y, Kang L, et al. Regeneration characteristics and related factors affecting saplings in *Quercus* spp. natural secondary forests in Hunan Province, China [J]. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(13): 4900−4909.

[24] 亢新刚. 森林经理学 [M]. 北京: 中国林业出版社, 2011.
Kang X G. Forest management[M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 2011.

[25] 王昕. 森林垂直结构和大树对植物多样性海拔梯度格局的影响 [D]. 上海: 华东师范大学, 2022.
Wang X. The roles of forest vertical structure and large-diameter trees on plant diversity along elevational gradients[D]. Shanghai: East China Normal University, 2022.

[26] Najeeb N, Jose K, Sreejith K, et al. Presence of large trees and tree diversity enhances carbon storage in the Western Ghats [J]. Biological Conservation, 2025(308): 111250−111250.

[27] Eggleston H S, Buendia L, Miwa K, et al. Agriculture, forestry and other land use [C]//Intergovernmental Panel on Climate Change. 2006 IPCC Guidelines for National Greenhouse Gas Inventories. Hayama, Japan: Institute for Global Environmental Strategies, 2006.

[28] Pearson K. VII. Mathematical contributions to the theory of

evolution. —III. Regression, heredity, and panmixia [J]. Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences, 1896(187): 253−318.

[29] 李娇娇, 曾明. 丛枝菌根对植物根际逆境的生态学意义 [J]. 应用生态学报, 2020, 31(9): 3216−3226.
Li J J, Zeng M. Ecological significance of arbuscular mycorrhizae in plant rhizosphere stress [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2020, 31(9): 3216−3226.

[30] 张成富, 赵庆霞, 蔡银美, 等. 凋落物输入对根系分泌物碳输入及土壤氮的影响 [J]. 森林与环境学报, 2021, 41(3): 263−271.
Zhang C F, Zhao Q X, Cai Y M, et al. Effect of litter input on root exudative carbon input and rhizosphere nitrogen [J]. Journal of Forest and Environment, 2021, 41(3): 263−271.

[31] 王斌会. 多元统计分析及 R 语言建模 [M]. 广州: 暨南大学出版社, 2016.
Wang B H. Multivariate statistical analysis and R-modeling[M]. Guangzhou: Jinan University Press, 2016.

[32] 傅德印, 黄健. 典型相关分析中的统计检验问题 [J]. 统计研究, 2008, 25(7): 110−112.
Fu D Y, Huang J. The statistical test problem in canonical correlation analysis [J]. Statistical Research, 2008, 25(7): 110−112.

[33] 邱华, 舒皓, 吴兆飞, 等. 长白山阔叶红松林乔木幼苗组成及多度格局的影响因素 [J]. 生态学报, 2020, 40(6): 2049−2056.
Qiu H, Shu H, Wu Z F, et al. Influencing factors of composition and abundance pattern of tree seedlings in broad-leaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) mixed forest, Changbai Mountain, China [J]. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(6): 2049−2056.

[34] 张维伟, 薛文艳, 杨斌, 等. 桥山栎林群落结构特征与物种多样性相关关系分析 [J]. 生态学报, 2019, 39(11): 3991−4001.
Zhang W W, Xue W Y, Yang B, et al. Differences in community characteristics, species diversity, and their coupling associations among three *Quercus acutissima* forests in Qiaoshan [J]. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(11): 3991−4001.

[35] Yuanfa L , Shaoming Y , Yinghua L , et al. Relationship between species diversity and tree size in natural forests around the Tropic of Cancer [J]. Journal of Forestry Research, 2023, 34(6): 1735−1745.

[36] 王嘉楠, 夏媛倩, 赵德先, 等. 城市森林主要树种树冠尺度及生长空间需求 [J]. 北京林业大学学报, 2018, 40(3): 42−54.
Wang J N, Xia Y Q, Zhao D X, et al. Crown scale and growth space demands of main tree species in urban forest [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2018, 40(3): 42−54.

[37] LaManna J A, Walton M L, Turner B L, et al. Negative density dependence is stronger in resource-rich environments and diversifies communities when stronger for common but not rare species [J]. Ecology Letters, 2016, 19(6): 657−667.

[38] 邱子阳, 何海梅, 黄朗, 等. 湖南栎类天然次生林林分空间结构对林下幼树物种多样性的影响 [J]. 中南林业科技大学学报, 2023, 43(6): 34−42.
Qiu Z Y, He H M, Huang L, et al. Effects of stand spatial structure on the species diversity of saplings in the oak natural secondary forests in Hunan Province [J]. Journal of Central South University of Forestry and Technology, 2023, 43(6): 34−42.

[39] Wardle D A, Yeates G W, Barker G M, et al. The influence of plant litter diversity on decomposer abundance and diversity [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2006, 38(5): 1052−1062.

（责任编辑 赵田芸
责任编委 臧润国）