

# 结构方程模型及其在生态学中的应用

王酉石<sup>1</sup> 储诚进<sup>2\*</sup>

<sup>1</sup>兰州大学西部环境与气候变化研究院, 西部环境教育部重点实验室, 兰州 730000; <sup>2</sup>兰州大学干旱与草地生态教育部重点实验室, 兰州 730000

**摘 要** 基于多变量统计方法同时研究自然系统内多个因子之间的相互关系, 是阐释复杂的自然系统的一个重要手段。相比传统的多变量统计法, 结构方程模型基于研究者的先验知识预先设定系统内因子间的依赖关系, 不仅能够判别各因子之间的关系强度(路径系数), 还能对整体模型进行拟合和判断, 从而能更全面地了解自然系统。由于结构方程模型只在近年才被应用到生态学的数据分析中, 因此该文试图对其作一简略介绍, 包括结构方程模型的定义和变量类型, 结合事例研究展现结构方程模型分析的一般步骤、在生态学中的应用以及相关软件的介绍等。望能为相关研究人员提供直观的认识, 加强结构方程模型在生态学数据分析中的应用。

**关键词** 生物复杂性, 因子分析, 多变量统计, 路径分析, 结构方程模型

## A brief introduction of structural equation model and its application in ecology

WANG You-Shi<sup>1</sup> and CHU Cheng-Jin<sup>2\*</sup>

<sup>1</sup>Research School of Arid Environment & Climate Change, Key Laboratory of Western China's Environmental System of Ministry of Education, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China; and <sup>2</sup>Key Laboratory of Arid and Grassland Ecology of Ministry of Education, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China

### Abstract

Natural systems are essentially complex. In most cases, fully understanding natural systems requires the capacity to examine simultaneous influences and responses among multiple interacting factors. Compared with traditional multivariate methods, structural equation model (SEM) could specify the causal or dependent relationships among variables using the prior knowledge of researchers before conducting relevant experiments, i.e. initial models. SEM could not only identify the individual path coefficient for each relationship, but also estimate the whole model fit to determine whether to revise the initial models. We attempt to introduce SEM from the following aspects: definition and types of variables in SEM, detailed procedures for how to analyze data through SEM, some applications of SEM in ecology and recommended software. We encourage more researchers to apply SEM in ecological data analyses in order to improve understanding of natural systems and advance the field of ecology.

**Key words** biocomplexity, factor analysis, multivariate statistics, path analysis, structural equation model

生态学着重于研究生物与生物、生物与环境之间的关系, 在探讨这些关系的过程中, 统计学方法起着非常重要的作用。不同的统计学方法有时会产生完全不同的结果, 这在很大程度上影响了人们对生态学问题的正确认识(Grace, 2006)。因此, 选择合适的数据分析手段至关重要。随着研究的深入, 研究人员发现单变量统计方法在生态学中的广泛应用已开始限制生态学的发展, 因为它难以全面表征自然系统的复杂性, 无法提供所研究系统的完整信息(Grace, 2006)。自然生态系统本质上是复杂的, 由多个相互作用的过程组成的(Clark, 2007; Miao *et al.*, 2009), 而多变量统计方法为解决此类问题提供

了一个合适的途径。结构方程模型(structural equation model, SEM)作为一种多变量统计方法, 虽然只是近年才逐渐为生态学家所认识和应用, 但已显示出好的发展势头, 为生态学中很多复杂问题的解决提供了独特的视角, 加深了研究人员对所涉科学问题的认识和理解(Shipley, 2000; Grace, 2006; Shipley *et al.*, 2006; Lamb *et al.*, 2009)。

## 1 什么是SEM

### 1.1 SEM定义

对于单变量方程

$$y = \alpha + \lambda x + \zeta \quad (1)$$

如果有足够的证据表明变量 $x$ 可以解释变量 $y$ , 即 $x$ 和 $y$ 之间具有因果关系或者依赖关系, 那么方程(1)就被称为结构方程(structural equation)。其中参数 $\lambda$ 表征 $x$ 对 $y$ 的解释强度。由此可见, 一元线性回归方程和单变量方差分析模型均为结构方程。

由两个或两个以上的结构方程组合而成的表示变量间相互关系的联立方程组即为结构方程模型(SEM):

$$y_1 = \alpha_1 + \gamma_{11}x_1 + \zeta_1 \quad (2)$$

$$y_2 = \alpha_2 + \beta_{21}y_1 + \gamma_{21}x_1 + \zeta_2 \quad (3)$$

$$y_3 = \alpha_3 + \beta_{32}y_2 + \gamma_{31}x_1 + \zeta_3 \quad (4)$$

方程(2)–(4)虽然给出了不同变量之间的数量关系, 但是从数学上无法判断哪个变量是“因”, 哪个变量是“果”, 因为 $A = B$ 与 $B = A$ 在数学上是没有差别的。因此, SEM从一开始就是以图形来表示的。方程(2)–(4)可以转换为如下的图形模型(图1):

图1中的箭头明确表示了变量之间的因果关系。这里的 $y_1$ 和 $y_2$ 既是反应变量, 也是预测变量。与单变量统计方法注重单个过程不同, SEM将所有相关过程作为一个整体和系统来加以考虑, 一个过程的“果”可能是另外一个过程的“因”( $x_1 \rightarrow y_1 \rightarrow y_2$ ,  $x_1 \rightarrow y_2 \rightarrow y_3$ )。

## 1.2 SEM的发展历史

现代SEM的历史最早可追溯到Wright (1918, 1920, 1921)有关路径分析的工作。通过路径分析得到路径系数, 研究人员可以对系统内各种关系进行分解并揭示这些关系背后的潜在机理, 探讨不同因子对同一过程直接与间接的影响, 判别不同因子的相对重要性等。传统的生物统计学、计量经济学、心理测验学和社会计量学等均对SEM的发展起着重要的作用。该阶段的路径分析被称为Wrightian路径分析(采用最小二乘法进行参数估计) (Wright, 1918, 1920, 1921), 以便区别于Jöreskog (1973)的现代路径分析(采用最大似然估计法进行参数估计和对总体模型进行拟合分析)。但是, 路径分析只是现代SEM中的一部分, 它与因子分析的融合才真正是现在SEM的开端(Jöreskog, 1973)。Jöreskog (1973)综合现代路径分析与因子分析开发出著名的LISREL模型和对应的LISREL软件。LISREL模型和软件的出现促进了SEM在社会科学、管理科学、行为科学和生物科学等领域的推广和应用, 以致一段时间内LISREL成为现代SEM的代名词。Grace

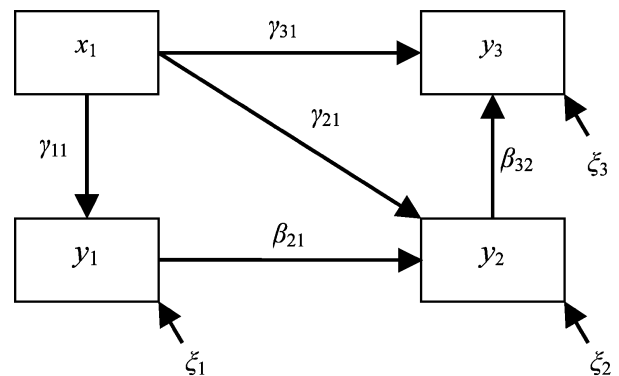


图1 结构方程模型的图形表示形式, 涉及1个自变量( $x_1$ )和3个因变量( $y_1$ ,  $y_2$ 和 $y_3$ )。其中 $\gamma$  ( $\gamma_{11}$ ,  $\gamma_{21}$ 和 $\gamma_{31}$ )表示的是变量 $x$ 对变量 $y$ 的影响,  $\beta$  ( $\beta_{21}$ 和 $\beta_{32}$ )表示的是变量 $y$ 之间的影响,  $\zeta$ 表示响应变量的残差(改自Grace, 2006)。

Fig. 1 The generic graph demonstration of structural equation model, which involves one independent variable ( $x_1$ ) and three dependent variables ( $y_1$ ,  $y_2$  and  $y_3$ ).  $\gamma$  ( $\gamma_{11}$ ,  $\gamma_{21}$  and  $\gamma_{31}$ ) represent the effects of  $x$  variable on  $y$  variables, and  $\beta$  ( $\beta_{21}$  and  $\beta_{32}$ ) represent the effects among  $y$  variables. The residual variances are denoted by  $\zeta$  (Modified from Grace, 2006).

(2006)认为, 现代SEM实际上包含了如下几个部分的内容: 回归、因子分析、统计建模、模型评价和相关软件等。由此可见, 现代SEM已不单单是指某个或某些统计分析方法, 而是包括了从模型构建、模型评价/选择到实现上述过程的软件开发等多个方面。

## 1.3 SEM的优势

Fornell (1982)将生态学家相对熟悉的多变量统计方法, 如主成分分析(principle component analysis, PCA)和聚类分析(cluster analysis, CA)等称为“第一代”多变量统计法, 而将SEM称为“第二代”多变量统计法。总体而言, 二者存在3个重要区别: 1) “第一代”统计法主要是描述性的, 侧重探索性的研究, “第二代”着重于确证性的检验; 2) 传统多变量统计法在模型的估计上缺少灵活性; 3) SEM能够同时分析系统内多个变量间的因果关系, 并明确给出各关系的强度大小(Fornell, 1982)。上述区别也正是SEM的优势所在。Grace (2006)综合分析了SEM与其他多变量统计方法, 给出了二者具体的异同对比(表1)。由表1可知, SEM所能解决问题的范围和能力比常见多变量统计方法增大和提高了很多。大部分情况下, SEM能够很好地处理表中各传统多变量统计方法所能处理的问题。换言之, 很多单变量和多变量

表1 结构方程模型与其他多变量统计方法的比较(改自Grace, 2006)  
Table 1 Attribute comparisons of SEM with other multivariate methods (Modified from Grace, 2006)

	SEM	DA	RT	PCA	MR
包含判断模型拟合程度的测量 Includes measures of absolute model fit	✓				
预先假定变量间因果关系 User can specify majority of relationships	✓				
包含隐变量 Includes latent variables	✓			✓	
处理测量误差 Address measurement error	✓				
进行模型整体评价 Allows evaluation of alternative models	✓				✓
探讨系统内多个变量间关系 Examines networks of relationships	✓				
模型构建 Model building	✓	✓	✓	✓	✓

DA, 判别分析; MR, 多元回归(多元回归不是多变量统计法, 但是其可以指示变量间的关系); PCA, 主成分分析; RT, 回归树; SEM, 结构方程模型。  
DA, discriminant analysis; MR, multiple regression (Though MR itself is not a multivariate method, it could demonstrate the relationships among variables); PCA, principal components analysis; RT, regression tree; SEM, structural equation model.

统计方法都是SEM的特例, 但这并不妨碍研究人员针对某些特定问题采用非SEM方法进行数据分析。

2 SEM的变量类型

2.1 因果关系

SEM的核心内容之一就是同时探讨系统内变量间的“因果”关系强弱。由于“因果”关系这一术语在历史上存在着很大的争议, 尤其是对于自然科学家和哲学家而言(Wright, 1921; Bollen, 1989; Shipley, 2000), 因此在SEM中有些研究人员倾向于

用变量间的“依赖”关系来代替“因果”关系。在SEM的图形框架中, 这种“依赖”关系通常用单向箭头( $\rightarrow$ )表示, 箭头所指向的是响应变量, 而箭头的起始点表示预测变量(图1)。当根据当前的认知无法准确判断变量之间的“因”“果”联系或者变量之间互为因果时, 就采用双向箭头( $\leftrightarrow$ )联结相关变量(图2中变量 $I \leftrightarrow J$ )。此外, 如果一个变量是由另外一个变量通过数学转换得到的(如变量 $K = \log(L)$ ), 那么变量 $K$ 和 $L$ 之间采用折线箭头( $\rightsquigarrow$ )联结。箭头的粗细代表了关系的强弱(即路径系数)。这3类箭头

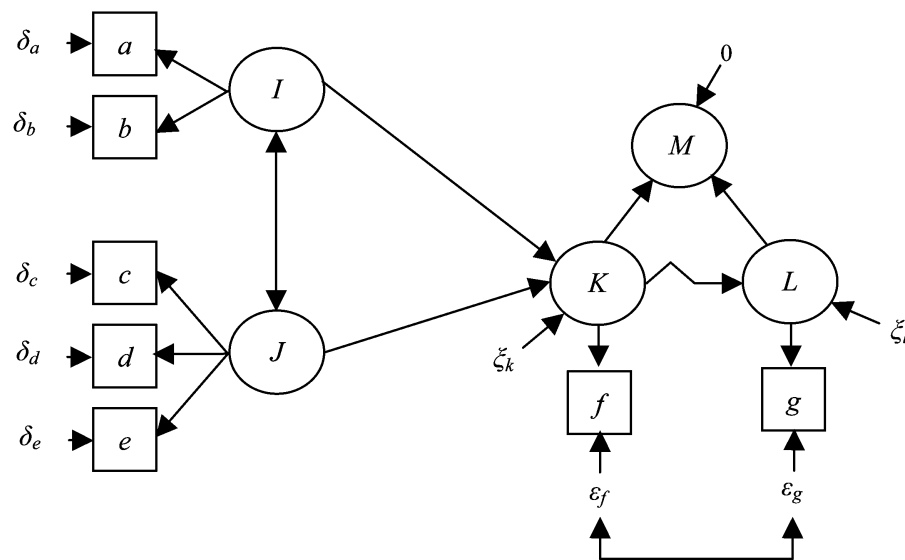


图2 结构方程模型中不同箭头类型和不同变量类型图示。 $a-g$ , 观察变量;  $I-L$ , 隐变量;  $M$ , 综合变量。 $\xi$ 项表示隐变量上无法明确来源的效应, 而 $\delta$ 和 $\epsilon$ 表示观察变量上无法明确来源的效应。(改自Grace, 2006)  
Fig. 2 The generic demonstration for the types of arrows and variables used in structural equation model.  $a-g$ : observed variables;  $I-L$ : latent variables;  $M$ : composite variable. The  $\xi$  terms refer to variables that represent unspecified effects on dependent latent variables, while  $\delta$  and  $\epsilon$  are variables that represent unspecified effects on observed variables. (Modified from Grace, 2006)

在SEM中非常常见,尤其是单向箭头。需要指出的是,变量间的“因果”关系是在SEM分析之前由研究人员根据现有知识水平预先设定的,反映了研究者对所涉及问题的认知程度。SEM可以处理不同类型的变量,典型的包括观察变量、隐变量、综合变量和误差变量4类。

## 2.2 观察变量

观察变量是指在观察或试验过程中能够直接测量的变量,比如植株高度。在SEM中,不同水平的试验处理(如施肥梯度)与不同的取样地点等也可以通过观察变量来表示(Grace, 2006)。在SEM的图示中,一般以方框来代表观察变量。图2中a–g均为观察变量。当只包含此类观察变量时(另加误差变量),SEM又被称为带观察变量的结构方程模型、显变量模型或者路径模型。此处的路径分析不同于Wrightian路径分析。

## 2.3 误差变量

误差变量是指在数据分析过程中无法被预测变量所解释的那部分效应,即所谓的残差项。在图形显示中,误差变量通常不带任何边框,可以显示在观察变量(包括预测变量与响应变量)(图2中的 $\delta_a - \delta_e$ ,  $\varepsilon_f - \varepsilon_g$ )和隐变量(图2中 $\zeta_i$ 和 $\zeta_k$ )上。在数据分析过程中,如果不考虑这类因素,将会对参数估计、模型评价和预测产生重要影响,以致得到有偏差的结论(Clark, 2007; Dietze *et al.*, 2008)。尤其是针对预测变量,通常的数据分析假定预测变量是能够通过精确测量得到的,不存在不确定性,但在实际应用中,尤其是在生态学研究,这种简化处理将会导致相关统计推断的偏差(Clark, 2007; Dietze *et al.*, 2008),而SEM明确考虑了预测变量的测量误差问题(表1)。

## 2.4 隐变量

隐变量是相对显变量或观察变量而言的,它无法从观察或试验中直接测量到,但可以通过其他一些可测量的指标估计出来。隐变量通常用以表示某个相对比较抽象的概念,如不可测量的原因或因子。在SEM的图示中,以圆形框表示。如图2中,变量I与J为隐变量,其中变量I由观察变量a和b指示,J由观察变量c、d和e指示。变量K和L也是隐变量。具体而言,比如“土壤状况”,研究者可以通过测量土壤水分含量、养分含量和其他土壤理化指标来指示(Grace *et al.*, 2000; Weiher *et al.*, 2004);鸟类的

“个体大小”,可以通过测量鸟的个体生物量、翅膀的宽度和喙的长度来指示(Grace, 2006)。路径分析与因子分析(隐变量)的结合使得SEM处理数据的能力大大增强。

## 2.5 综合变量

综合变量是SEM中另一个表示抽象概念的变量类型。和隐变量的图示表示方式有些相似,以圆形框表示,但是增加了一个0干扰项(图2中的变量M)。综合变量反映的是多个显变量或者隐变量的总体影响,是多个“因”的集合(Blalock, 1964; Heise, 1972; Bollen, 1984)。因此,综合变量可以分为显变量综合变量和隐变量综合变量,如图2中的变量M即为隐变量K和L的综合变量。综合变量最早是由Blalock (1964)提出的,Heise (1972)扩展了Blalock的定义,并明确地给出了几个综合变量适用的事例研究,Bollen (1984)强调在实际数据分析中预先判别显变量综合变量与隐变量综合变量非常重要(图3)。隐变量表示的是不可测量的原因,需要通过其他一些可测量的变量来指示;而综合变量代表的是多个原因的集合,这些原因或者本身是直接可测量的或是通过其他可测量的变量来指示的。在生态学研究,综合变量近年才被考虑到SEM里(Grace, 2006)。

## 3 SEM分析的一般步骤

上面介绍了SEM中的一些变量类型,实际的SEM分析通常将这些变量类型综合于一体。如美国农业部科学家引入跳甲(*Aphthona lacertosa*和*A. nigriscutis*)来防除入侵植物乳浆大戟(*Euphorbia esula*) (Larson & Grace, 2004; Grace, 2006),就是SEM在生态学中应用的一个比较经典的例子。本文

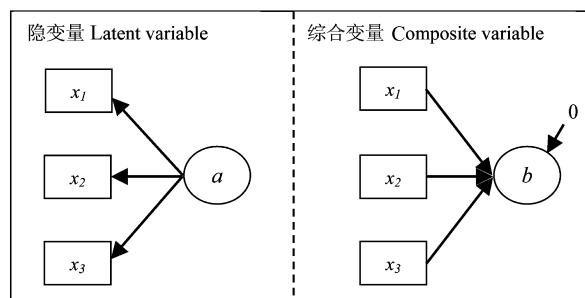


图3 隐变量a与综合变量b的区别。(改自Grace, 2006)

Fig. 3 The difference between latent variable (a) and composite variable (b). (Modified from Grace, 2006)



通过这一研究来展示SEM分析的一般步骤,以帮助不熟悉SEM的研究人员快速理解SEM。影响乳浆大戟种群密度的主要因子是什么?所引入的跳甲能否达到生物控制的目的?为简单起见,该事例中只涉及观察变量和误差变量,而未包括相对高级的隐变量和综合变量。

### 3.1 提出初始模型

如前所述,SEM分析始于对所涉及问题的因果关系假定,也就是所谓的“初始模型”或“先验模型”。在这个初始模型中,研究者基于现有的知识水平(如前期的试验研究或观察、其他类似研究等)预先假定变量之间的因果或相关关系。在乳浆大戟的例子中,研究人员对它有如以下几个方面的初步认识:

a)在某一年内,跳甲的种群密度是与乳浆大戟的密度协同变化的,因为后者是前者的食物来源(图4中因此假定了路径a和b)。b)甲虫的密度在邻近年份内是相关的,这主要是源自种群扩散等原因(图4中因此假定了路径c和d)。c)跳甲对食物乳浆大戟的滞后依赖效应,因为跳甲成熟之前一段时间内是以幼虫的形式来进食乳浆大戟的(图4中因此假定了路径e和f)。d)不同跳甲物种之间可能存在着相互作用,如对共同食物资源的竞争(图4中因此假定了路径g和h)。e)生物控制的一个基本假定就是认为跳甲会减少乳浆大戟的种群密度(图4中的路径i和j),同时前一年跳甲的种群密度可能会影响随后一年乳浆大戟的密度(图4中的路径k和l); f)由于存在密度依赖效应,乳浆大戟的种群密度在邻近年份内应该是相关的(图4中路径m)。

基于这些认识,得到了图4的初始模型。该模型是随后所有数据分析的基础,一个合适的富有生物学意义的初始模型对于问题的认识和理解是非常重要的。提出初始模型后,需要通过观察或试验取得相关数据来验证该模型的合理性。研究人员从1999年开始进行了为期3年的观察,为了简单起见,在本例中仅给出了2000–2001年的结果。

### 3.2 模型评价

利用观察或试验数据对初始模型进行整体拟合是SEM分析最为核心的内容。SEM既可以对模型整体进行拟合评价,也可以观察模型中每条路径的相关统计信息(如路径系数是否具有统计学上的意义)。在SEM中最常见的指示模型拟合程度的指标是

$\chi^2$ 检验,因为用于现代SEM参数估计的方法主要为最大似然估计,而最大似然的拟合函数正好满足 $\chi^2$ 分布。所以通常依据与 $\chi^2$ 相关的 $p$ 值可以对初始模型拟合的能力做出判断,当 $p > 0.05$ 时,一般认为该初始模型是可以接受的。此外还有其他一些指标可用于来进行模型评价和选择,如基于信息理论的AIC (Akaike, 1974)和BIC (Raftery, 1993)等,不同的指标所适用的模型类型可能不同(如嵌套模型与非嵌套模型)。

具体到上面的入侵控制研究中,通过 $\chi^2$ 检验发现,所收集的数据不能很好地拟合初始模型。修正指数(modification indices,一些SEM软件程序的输出,指示初始模型可能缺少了哪些路径)显示应在初始模型中添加物种*A. lacertosa*和*A. nigriscutis*种群密度在2000年的负相关关系路径。虽然SEM的评价和修正指数的应用可以显示缺少了哪些路径,但不能指示研究者在初始模型中哪些路径是多余的,是否删除某路径需要结合整体模型的拟合状况、各路径的 $p$ 值与研究者的认知水平。基于这些考虑,研究者删除了路径k、l和h。删除这些路径后,整体模型的 $\chi^2$ 值变化很小,意味着这些路径不能代表数据里所包含的信息。尽管2000年乳浆大戟的种群密度对*A. lacertosa*的种群密度影响不显著(路径b),但是在修正模型中该路径依然保留下来,主要是因为已有很多研究表明前者确实能够影响后者。虽然路径i的系数不具有统计学意义,但是当删除该路径后发现,*A. nigriscutis*在2001年的种群密度与年际间乳浆大戟的种群密度变化的残差间存在着正相关关系,故在修正模型中添加了1个误差项。

### 3.3 基于修正模型进行推断和预测

经过3.2中的修改,修正后的模型能很好地拟合观测数据(图4)。从修正后的模型中可以得到如下结果:

a)物种*A. nigriscutis*的种群密度受乳浆大戟的种群密度影响较大(路径系数值为0.51),但*A. lacertosa*受其影响很小(在本例中差异不显著)。b)两种跳甲的种群密度在2000年是负相关的(-0.20),对此有3种可能的解释:两物种的最适生境类型不同、两物种在当初引入时投放地不同、两物种间存在负相互作用,当前还没足够的信息做出明确的判断。c)两种跳甲的种群密度呈现出时间上的连续性(路径系数分别为0.62和0.67)。d)两种跳甲在2001年



新的认识。

## 4 SEM在生态学中的应用

近年来,生态学家逐渐开始应用SEM分析数据。Shipley于2000年出版了第一本介绍生物学家如何应用SEM的著作*Cause and Correlation in Biology*;随着技术的发展和SEM在生态学领域应用范围的扩大,Grace于2006年出版了*Structural Equation Modeling and Natural Systems*,专门介绍SEM在自然系统中的应用;在2009年Miao等主编的*Real World Ecology: Large-scale and Long-term Case Studies and Methods*中,独辟一章讨论SEM在现实世界生态学(real-world ecology)研究中的作用。

SEM能够为研究人员提供更丰富和全面的信息。比如在生物多样性-生产力关系研究中,已有大量理论分析和试验控制研究表明,在特定环境下物种多样性通过生态位互补机制可以提高群落的生产力,但不清楚在成熟的自然生态系统中是否也是如此。Grace等(2007)收集了12个自然草地生态系统的数据库,综合生物多样性、生产力、外界环境条件和干扰,利用SEM探讨了4者之间的关系,发现在自然成熟系统中,小尺度上的多样性对生产力的影响很弱,并未发现多样性对生产力正效应的证据(Grace *et al.*, 2007)。还有很多其他的生态学研究事例(Grace, 1999, 2001; Grace *et al.*, 2000; Iriondo *et al.*, 2003; Laughlin *et al.*, 2007; Lamb & Cahill, 2008; Cherry *et al.*, 2009; Saura-Mas *et al.*, 2009; Spitale *et al.*, 2009; Jonsson & Wardle, 2010)表明SEM的应用为研究者提供了认识问题的新视角和解决问题的新能力。

## 5 相关软件介绍

当前有很多软件可以进行SEM分析,如LISREL (Jöreskog, 1973)、Mplus (Muthén & Muthén, 2004)和Amos (Byrne, 2001)等,尤其是由Jöreskog (1973)开发的LISREL软件更是公认的最专业的SEM分析工具。这些软件在数据分析能力上各有侧重、各有千秋,但均为收费软件。随着免费的R语言的兴起, Fox (2006)开发出针对SEM分析的软件包sem,其中内置了Graphviz以便生成SEM的图形表示形式,而且sem软件包处于不断更新之中。随着sem软件包趋于成熟,选用R语言进行SEM分析应

该是将来的一个发展趋势。

## 6 展望

生态学家所关注的自然系统本质上是复杂的。统计分析的目的就是要从复杂的现象中探讨变量间的直接和间接的关系。不仅要探讨整个系统的净效果,而且更应注重系统内不同过程间的相互作用。过去生态学的发展侧重于发现普适性的规律,这仍然是未来生态学发展的一个重要方向。但在全球变化的大背景下,研究人员越来越注重生物复杂性(biocomplexity)的研究,如气候变暖和生物入侵对自然系统的影响等。不再只侧重于某个过程,而是综合多个过程于一体,同时分析多个过程的影响因子和变化趋势(Grace, 2006; Clark, 2007; Miao *et al.*, 2009)。实际上,这与自然系统自身的变化是吻合的,譬如温度升高影响的不只是某个特定的过程,而是系统内所有相关过程,区别在于不同过程所受影响的程度可能不同。

随着多组比较(multi-group comparison)与多水平模型(multi-level model)等方法的相继引入(Grace, 2006),SEM所能解决的问题越来越多,功能也越来越强大,尤其是与贝叶斯统计的融合更加拓宽了它的应用范围,形成了一个新的分支,即贝叶斯结构方程模型(Raftery, 1993; Lee, 2007)。到目前为止,相比于其他常规统计方法,采用SEM分析生态学数据的研究还相对较少,我们期望本文的简略介绍能够为相关研究人员提供一个直观的认识,增加SEM在生态学中的应用,从而提高对所研究系统的认识和理解,并促进现实世界生态学的发展(Miao *et al.*, 2009)。

**致谢** 兰州大学交叉学科青年创新研究基金(LZUJC200915)、兰州大学中央高校基本科研业务费专项资金(lzujbky-2009-88, lzujbky-2010-49)和国家自然科学基金(31000199, 40721061)资助项目。

## 参考文献

- Akaike H (1974). A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control* AC, 19, 716–723.
- Blalock HM (1964). *Causal Inferences in Nonexperimental Research*. University of North Carolina Press, Chapel Hill, NC, USA.
- Bollen KA (1984). Multiple indicators: internal consistency or no necessary relationship. *Quality and Quantity*, 18, 377–385.
- Bollen KA (1989). *Structural Equations with Latent Variables*.

- John Wiley & Sons, New York.
- Byrne BM (2001). *Structural Equation Modeling with AMOS*. Lawrence Erlbaum Associates, Mahway, NJ.
- Cherry JA, McKee KL, Grace JB (2009). Elevated CO<sub>2</sub> enhances biological contributions to elevation change in coastal wetlands by offsetting stressors associated with sea-level rise. *Journal of Ecology*, 97, 67–77.
- Clark JS (2007). *Models for Ecological Data: An Introduction*. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA.
- Dietze MC, Wolosin MS, Clark JS (2008). Capturing diversity and interspecific variability in allometries: a hierarchical approach. *Forest Ecology and Management*, 256, 1939–1948.
- Fornell C (1982). *A Second Generation of Multivariate Analyses: Volumes I. and II.* Praeger Publishers, New York, USA.
- Fox J (2006). Structural equation modeling with the sem package in R. *Structural Equation Modeling*, 13, 465–486.
- Grace JB (1999). The factors controlling species density in herbaceous plant communities: an assessment. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2, 1–28.
- Grace JB (2001). The roles of community biomass and species pools in the regulation of plant diversity. *Oikos*, 92, 191–207.
- Grace JB (2006). *Structural Equation Modeling and Natural Systems*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Grace JB, Allain LK, Allen C (2000). Factors associated with plant species richness in a coastal tall-grass prairie. *Journal of Vegetation Science*, 11, 443–452.
- Grace JB, Anderson TM, Smith MD, Seabloom E, Andelman SJ, Meche G, Weiher E, Allain LK, Jutila H, Sankaran M, Knops J, Ritchie M, Willig MR (2007). Does species diversity limit productivity in natural grassland communities? *Ecology Letters*, 10, 680–689.
- Heise DR (1972). Employing nominal variables, induced variables, and block variables in path analysis. *Sociological Methods and Research*, 1, 147–173.
- Iriondo JM, Albert MJ, Escudero A (2003). Structural equation modelling: an alternative for assessing causal relationships in threatened plant populations. *Biological Conservation*, 113, 367–377.
- Jöreskog KG (1973). A general method for estimating a linear structural equation system. In: Goldberger AS, Duncan OD eds. *Structural Equation Models in the Social Sciences*. Seminar Press New York.
- Jonsson M, Wardle DA (2010). Structural equation modelling reveals plant-community drivers of carbon storage in boreal forest ecosystems. *Biological Letters*, 6, 116–119.
- Lamb EG, Cahill JF (2008). When competition does not matter: grassland diversity and community composition. *The American Naturalist*, 171, 777–787.
- Lamb EG, Kembel SW, Cahill JF (2009). Shoot, but not root, competition reduces community diversity in experimental mesocosms. *Journal of Ecology*, 97, 155–163.
- Larson DL, Grace JB (2004). Temporal dynamics of leafy spurge (*Euphorbia esula*) and two species of flea beetles (*Aphthona* spp.) used as biological control agents. *Biological Control*, 29, 207–214.
- Laughlin DC, Abella SR, Covington WW, Grace JB (2007). Species richness and soil properties in *Pinus ponderosa* forests: a structural equation modelling analysis. *Journal of Vegetation Science*, 18, 231–242.
- Lee SY (2007). *Structural Equation Modeling: A Bayesian Approach*. John Wiley & Sons, New York, USA.
- Miao SL, Carstenn S, Nungesser M (2009). *Real World Ecology: Large-scale and Long-term Case Studies and Methods*. Springer, New York, USA.
- Muthén LK, Muthén BO (2004). *Mplus User's Guide* 3rd edn. Muthén and Muthén, Los Angeles, CA.
- Raftery AE (1993). Bayesian model selection in structural equation models. In: Bollen KA, Long JS eds. *Testing Structural Equation Models*. Sage Publishers Newbury park, CA.
- Saura-Mas S, Shipley B, Lloret F (2009). Relationship between post-fire regeneration and leaf economics spectrum in Mediterranean woody species. *Functional Ecology*, 23, 103–110.
- Shipley B (2000). *Cause and Correlation in Biology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Shipley B, Lechowicz MJ, Wright I, Reich P (2006). Fundamental trade-offs generating the worldwide leaf economics spectrum. *Ecology*, 87, 535–541.
- Spitale D, Petraglia A, Tomaselli M (2009). Structural equation modelling detects unexpected differences between bryophyte and vascular plant richness along multiple environmental gradients. *Journal of Biogeography*, 36, 745–755.
- Weiher E, Forbes S, Schauwecker T, Grace JB (2004). Multivariate control of plant species richness in a blackland prairie. *Oikos*, 106, 151–157.
- Wright S (1918). On the nature of size factors. *Genetics*, 3, 367–374.
- Wright S (1920). The relative importance of heredity and environment in determining the piebald pattern of guinea pigs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 6, 320–332.
- Wright S (1921). Correlation and causation. *Journal of Agricultural Research*, 10, 557–585.

责任编辑: 李镇清 实习编辑: 黄祥忠