生态环境学报 2018, 27(3): 424-431 http://www.jeesci.com
Ecology and Environmental Sciences E-mail: editor@jeesci.com

南亚热带森林群落演替过程中结构多样性与碳储量的变化

夏艳菊[1,2,3]，张静[1,2,3]，邹顺[1,2,3]，唐旭利[1*]，李凤[1,2,3]

1. 中国科学院华南植物园，广东 广州 510650；2. 中国科学院大学，北京 100049；
3. 中国科学院退化生态系统植被恢复与管理重点实验室，广东 广州 510650

摘要：选择鼎湖山处于演替初期的马尾松林（*Pine massoniana* forest，PF）、演替中期的针阔混交林（*Pine massoniana* and broadleaved mixed forest，MF）及演替顶级的南亚热带常绿阔叶林（Evergreen broad-leaved forest in South China，BF）为研究对象，以样地每木调查为基础，分析群落演替过程中物种、结构多样性及碳储量的动态变化规律，旨在全面评估南亚热带森林演替过程中群落结构及碳汇功能的协同变化，指导区域低质马尾松人工林近自然改造。结果表明，（1）物种丰富度、群落结构多样性指数及碳储量随群落正向演替而增加，物种丰富度较碳储量的增加幅度大。（2）3 种不同胸径（diameter at breast height，DBH）等级：小（1 cm≤DBH<10 cm）、中（10 cm≤DBH<30 cm）和大（DBH≥30 cm）径级个体的碳储量随群落演替的变化：从 PF 演替至 MF 过程中的共有种，各径级的个体数比例和碳储量比例均呈下降趋势；从 MF 演替至 BF 过程中的共有种，小径级个体数比例下降，而大径级个体数比例（由 MF 的 2.1%上升至 BF 的 33.4%）与碳储量比例均上升（由 MF 的 7.3%上升至 BF 的 64.4%）。（3）南亚热带森林演替过程中共有种的重要值、个体数量及占群落碳储量的比例均呈现由前一个演替阶段向后一个演替阶段下降的趋势；而新增种呈相反的变化趋势，随演替的正向进行，重要值、个体数量及占群落碳储量的比例呈增加的趋势。锥栗（*Castanopsis chinensis*）、荷木（*Schima superba*）是 MF 发展至 BF 过程中主要的共有种，二者对 MF 及 BF 碳储量的贡献之和分别为 MF 的 76.3%，BF 的 50.5%，远大于其他种群，表明在马尾松低质人工林改造中可以引入区域常见阔叶树种锥栗、荷木，以达到提高群落的物种多样性、优化群落结构、提升植被碳储量的目的。

关键词：鼎湖山；多样性；碳储量；重要值；种群变化

DOI: 10.16258/j.cnki.1674-5906.2018.03.004

中图分类号：Q948; X173 **文献标志码：**A **文章编号：**1674-5906（2018）03-0424-08

引用格式：夏艳菊, 张静, 邹顺, 唐旭利, 李凤. 2018. 南亚热带森林群落演替过程中结构多样性与碳储量的变化[J]. 生态环境学报, 27(3): 424-431.

XIA Yanju, ZHANG Jing, ZOU Shun, TANG Xuli, LI Feng. 2018. Dynamics of structural diversity and carbon storage along a successional gradient in South subtropical forest [J]. Ecology and Environmental Sciences, 27(3): 424-431.

人工林建设在提高森林覆盖率及减缓全球气候变化中发挥着不可替代的作用(Fang et al., 2014；冯瑞芳等，2006；王春梅等，2010）。马尾松为松科（Pinaceae）松属（*Pinus*）植物，具有适应能力强、耐干旱、贫瘠的特征，是中国南方丘陵地区群落演替的先锋树种，也是荒山绿化造林的主要树种。目前中国南方马尾松人工林的面积已达 11.3×10^6 hm^2，占全国人工林面积的 20%（罗应华等，2013），然而，长期纯林经营使得马尾松人工林生态系统脆弱，表现出立地衰退、群落层次结构简单、林分生产力低下等现象（何友均等，2013；崔宁洁等，2014；罗达等，2015）。

与马尾松纯林相比，针阔叶混交林具有较高的物种多样性，较大的生物量，较高的生产力，较复杂的群落结构及较高的土壤肥力（秦建华等，1999；韩锦春等，2000；樊后保等，2006）。引入阔叶树种改造马尾松纯林是人工林永续经营的措施之一，然而如何选择合适的阔叶树种，最大化地实现生态系统服务功能是当前生产实践面临的主要问题（彭少麟等，1995；陆元昌等，2009；程中倩等，2017）。中国的南亚热带森林经营方式多采用桉树（*Eucalyptus* Spp.）、相思树（*acacia* Spp.）等速生种搭配马尾松种植形成混交林（李金英等，2004）。然而，以这种方式经营的林分可能是低效的：林地内大面积速生树种一旦被砍伐或收割，将释放大量生物量碳，可能使林地由碳汇变为碳源（Körner et al., 2006）。可见，通过速生树种与马尾松营造的混交林既不利于植被及土壤碳的长期积累（Chen et al., 2004；Resh et al., 2002），也可能导致土壤肥力的下降（Turnbull，1999），从而限制林地的可持续经营。

基金项目：中国科学院战略性先导科技专项（XDA05050200）
作者简介：夏艳菊（1992 年生），女，硕士研究生，研究方向为生态系统生态学。E-mail:xiayanju@scib.ac.cn
*通信作者
收稿日期：2018-12-14

与新造林或速生林相比，地带性植被类型往往具有较丰富的物种组成、复杂的群落结构，更好地应对环境变化及维持较高碳储量的功能（Hooper et al.，2012；Cardinale et al.，2007）。南亚热带常绿阔叶林是南亚热带典型的地带性植被类型，是区域植被恢复或重建的重要参照（彭少麟等，1996）。自 20 世纪 70 年代以来，南亚热带区域的植被恢复与重建工作证明，在排除人为干扰的情况下，退化生态系统可以按照本区域森林演替的发展顺序——先锋针叶林阶段、针阔叶混交林阶段、常绿阔叶林阶段，人为地进行种类构建，加速退化生态系统的植被恢复（彭少麟等，1995）。然而，以往相关的研究多以物种多样性为主（Brose et al.，2016；Ma et al.，2017），近年来森林群落结构多样性及碳汇功能的改善已经成为新的研究热点（Ali et al.，2016；Yoshida et al.，2017；胡婵娟等，2012）。如何提高现有森林的碳汇功能，维持碳汇功能的稳定性是生产实践中面临的重大挑战。研究表明，群落演替过程中群落结构多样性与植被碳储量紧密相关，然而关于二者之间的相互关系尚存争议（Con et al.，2013；Ali et al.，2016）。因此，很有必要对群落演替过程中结构多样性、物种多样性和植被碳储量进行整合研究（Ali et al.，2016）。

本研究以位于鼎湖山的南亚热带常绿阔叶林及其演替系列的马尾松林、针阔叶混交林为研究对象，试图阐释不同演替阶段群落碳储量与物种多样性、结构多样性的变化关系，研究结果可为评估群落演替过程中种群贡献提供综合的评价指标，亦可指导区域马尾松人工林近自然化改造。

1 材料和方法

1.1 研究地概况

位于广东省肇庆市东北部的鼎湖山（23.16°~23.19°N，112.51°~112.56°E）是中国第一个自然保护区。该区总面积为 1 155 hm^2，属南亚热带季风气候，年平均气温为 20.9 ℃，年平均降水量为 1 929 mm，每年 4—9 月为雨季，10 月—次年 3 月为旱季。土壤为发育于砂页岩母质的赤红壤。马尾松林（*Pine massoniana* forest，PF）、针阔叶混交林（*Pine massoniana* and broad-leaved mixed forest，MF）和南亚热带常绿阔叶林（Evergreen broad-leaved forest in South China，BF）是该保护区最具典型的森林类型，且这 3 种森林在演替序列上存在先后继承关系（周国逸等，2005），即：马尾松林→针阔混交林→南亚热带常绿阔叶林。

1.2 样地设置与调查

PF、MF 和 BF 样地按照中国生态系统网络（CREN）规定设置，符合国际样地设置的技术规范和统一要求（叶万辉等，2008）。各演替阶段森林内设置面积为 10 000 m^2 的永久调查样地，各样地共划分为 25 个 20 m×20 m 样方。3 个样地之间的直线距离不超过 1 000 m，海拔高度均在 250~300 m 之间（孔国辉等，1998；周国逸等，2005）。调查时记录样地内所有植株（胸径≥1 cm）的种名、胸径、树高、冠幅和定位坐标等（唐旭利等，2003）。为比较不同演替阶段群落结构多样性、物种多样性及植被碳储量的特征，本研究采用最近 1 次调查（2015 年）的样地每木调查数据进行分析。将 PF 和 MF 及 MF 和 BF 样地内均存在的物种称为共有种，马尾松（*Pinus massoniana*）、白楸（*Mallotus paniculatus*）为演替序列上 PF 和 MF 主要的共有种，锥栗（*Castanopsis chinensis*）、荷木（*Schima superba*）为演替序列上 MF 和 BF 的共有种；将 MF 中存在而 PF 中不存在及 BF 中存在而 MF 不存在的物种称为新增种，鼎湖血桐（*Macaranga sampsonii*）、柏拉木（*Blastus cochinchinensis*）和云南银柴（*Aporosa yunnanensis*）是 BF 相对 MF 的主要新增种。

1.3 数据处理与分析

1.3.1 群落碳储量及物种重要值的计算

样地内物种生物量采用温达志等（1997）建立的树种干、枝、叶和根生物量与胸径之间的回归方程计算。样地所有物种生物量加和得到群落生物量，再乘以碳转换系数 0.5 得到群落碳储量（Carbon storage）（Fang et al.，1998），如式（1），以单位面积碳储量，即碳密度（$t \cdot hm^{-2}$）表示其大小。

$$C = BM \times 0.5 \quad (1)$$

式中，C 表示群落或物种碳储量；BM 表示群落或物种生物量；0.5 为碳转换系数。

以群落物种重要值（Important Value，简称 IV）来表征物种在群落中的优势度（叶万辉等，2008），它是物种的相对密度（群落中该物种个体数占总个体数的百分比）、相对频度（群落中物种出现的样方数占总样方数的百分比）和相对显著度（群落中物种胸高断面积占总胸高断面积的百分比）三者的平均值，计算如式（2）。

$$\mathrm{IV} = \frac{a+b+c}{3} \quad (2)$$

式中，IV 为物种重要值；a、b、c 分别为相对密度、相对频度、相对显著度。

1.3.2 群落结构多样性

群落结构多样性（Community structural diversity）是基于香农指数（Shannon-Wiener biodiversity index）对群落中物种及物种大小（胸径和树高）差异的多样性指数进行量化，通常包括物种、径级和树高多样性（Lei et al.，2009；Wang et al.，2011）。由于物种、胸径和树高测量常被用来指示

群落水平和垂直结构的变化，因而，径级及树高多样性能够用来衡量群落结构多样性的变化（Lei et al.，2009；Wang et al.，2011）。本研究对样地内的乔木（DBH≥1 cm）以每一物种作为 1 个物种组，胸径和树高分别以一定量度等距划分径级组和树高组，本研究分别采用 4 cm 和 2 m 作为胸径和树高划分的间距。径级和树高的划分标准是满足径级和树高基尼系数（$GC_{d/h}$）（表征组分划分均等性和公平性系数）在 0~1 之间（其中胸径基尼系数为 0.46，树高基尼系数为 0.58），计算如式（3）（Lei et al.，2009；Wang et al.，2011）。

$$GC_{d/h} = \frac{\sum_{i=1}^{n}(2j-n-1)BA_j}{\sum_{i=1}^{n}BA_j(n-1)} \quad (3)$$

式中，$GC_{d/h}$ 表示径级/树高基尼系数；j 是从 1 到 n 升序排列的径级组或树高组的秩；n 是径级组或树高组的总数；BA_j 表示秩为 j 的所有径级组或树高组的胸高断面积。

在此基础上，计算各物种组、径级组和树高组的胸高断面积占群落所有树种胸高断面积之和的百分比。最后，根据香农指数计算得到群落的物种多样性、径级多样性和树高多样性指数，如式（4）：

$$H_d = -\sum_{j=1}^{d} p_j \times \ln(p_j) \quad (4)$$

式中，p_j 代表第 j 物种或径级或树高级的胸高断面积占总胸高断面积之和的百分比；d 代表物种或径级组或树高组数。

2 结果与分析

2.1 南亚热带常绿阔叶林自然演替过程中物种丰富度、群落结构多样性及植被碳储量的变化趋势

随着群落的正向演替，物种丰富度、群落结构多样性指数及植被碳储量均表现出由马尾松林向针阔叶混交林、南亚热带常绿阔叶林增加的趋势。乔木物种数由 PF 的 22 种增加至 MF 的 48 种，BF 的 81 种（图 1A），与 MF 和 PF 相比，BF 物种数分别增长了 1.7 倍和 3.7 倍。群落结构多样性指数呈增加趋势，从 PF 演替为 MF、BF，物种多样性指数从 PF 的 0.7 发展至 MF 的 1.2、BF 的 2.9。由 PF 发展至 MF、BF，径级和树高多样性均呈增长趋势，其中二者由 MF 向 BF 的增长幅度（27.2%、17.6%）低于由 PF 向 MF（37.5%、142.8%）（图 1B）。PF、MF 和 BF 的植被碳储量分别为 65.3、104.4、146.2 t·hm^{-2}（图 1A），PF 发展至 BF 的碳储量的变化幅度（124.3%）低于从 PF 发展至 BF 物种丰富度的变化幅度（273.1%）（图 1A）。

2.2 南亚热带常绿阔叶林自然演替过程中径级结构的变化

分析南亚热带常绿阔叶林演替过程中种群径级结构的变化发现，从 PF 发展至 MF 过程中的共有种在演替初期时（PF），个体数以小径级（1 cm≤DBH<10 cm）个体为主（76.1%）（图 2-A1），然而储存的碳储量仅是 PF 总碳储量的 9.3%（图 2-A2），当其发展至演替中期（MF），小（1 cm≤DBH<10 cm）、中（10 cm≤DBH<30 cm）和大径级（DBH≥30 cm）个体数及碳储量比例均低于新增种群相应径级（图 2-B1 和图 2-B2），锥栗、荷木是 MF 相对 PF 的新增种群，其个体数虽在小径级（1 cm≤DBH<10 cm）中的分布较多（43.5%）（图 2-B1），碳储量却在中（10 cm≤DBH<30 cm）和大径级（DBH≥30 cm）分布较多，分别贡献了 MF 总碳储量的 44.2%、32.1%（图 2-B2）。

从 MF 发展至 BF 过程中，共有种以锥栗、荷木为主，小径级（1 cm≤DBH<10 cm）个体数比例由 MF 的 26.2% 下降至 BF 的 2.0%，大径级（DBH≥30

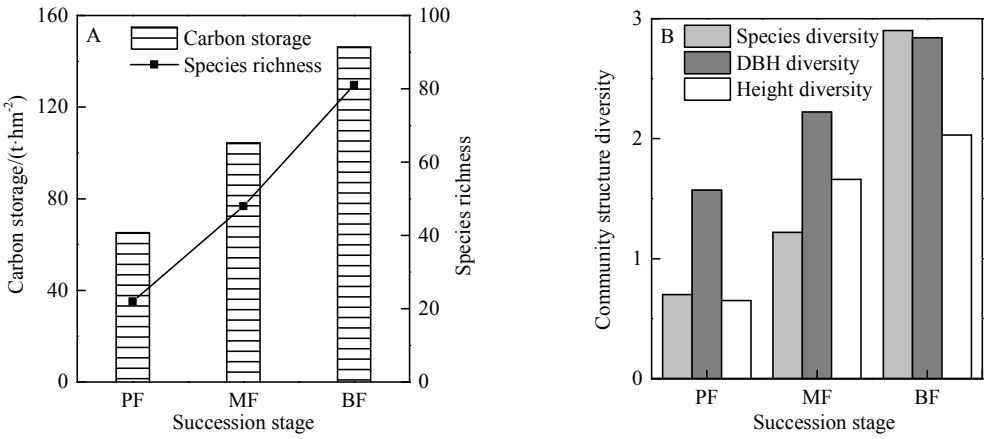

图 1 碳储量、物种丰富度（A）与群落结构多样性（B）随群落演替的变化

Fig. 1 The change of the carbon storage and the stand structure diversity index with forest succession

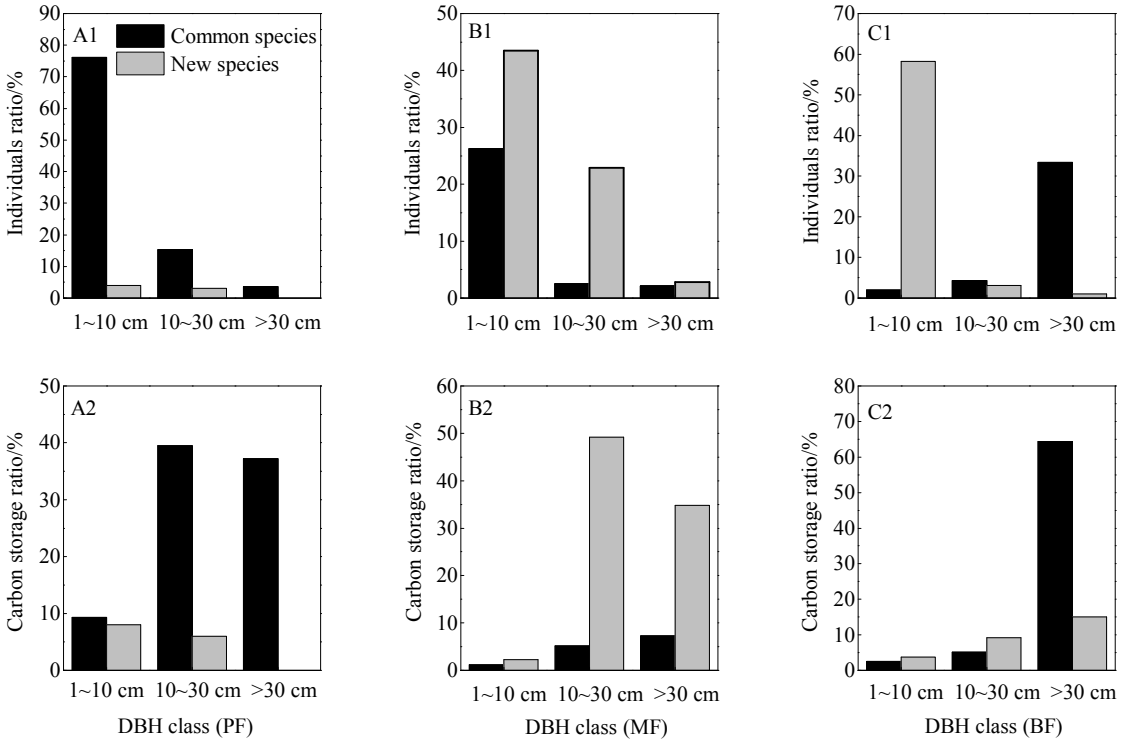

图 2 PF（A1、A2）、MF（B1、B2）和 BF（C1、C2）中种群个体数和碳储量的径级结构

Fig. 2 The population diameter structure of the individual number and the carbon storages in PF (A1, A2), MF (B1, B2) and BF (C1, C2)

cm）个体数比例由 MF 的 2.1%上升至 BF 的 33.4%（图 2-B1 和图 2-C1），储存的碳储量由 MF 的 7.3%上升至 BF 的 64.4%（图 2-B2 和图 2-C2），而柏拉木、鼎湖血桐和云南银柴等 BF 新增种，以小径级（1 cm≤DBH<10 cm）个体为主，对 BF 群落个体数的贡献很大（占 BF 总个体数的 58.2%）（图 2-C1），对群落碳储量的贡献较小（3.8%）（图 2-C2）。

2.3 南亚热带常绿阔叶林自然演替过程中种群重要值的变化

从 PF 发展到 MF 过程中，共有种和新增种群的重要值之和发生了变化。重要值之和由 PF 的 86.1%下降至 MF 的 29.2%（图 3A），主要的共有种马尾松的重要值由 PF 的 36.9%下降至 MF 的 8.2%；新增种重要值之和由 PF 的 13.9%上升至 MF 的 70.8%（图 3A）。从 MF 发展至 BF 过程中共有种的重要值之和呈下降趋势（由 MF 的 79.1%下降至 BF 的 38.9%）（图 3B），锥栗和荷木是 MF 发展至 BF 主要的共有种，重要值分别由 MF 的 31.1%（锥栗）和 14.9%（荷木）下降至 BF 的 7.7%（锥栗）和 2.7%（荷木），而新增种重要值之和呈上升趋势

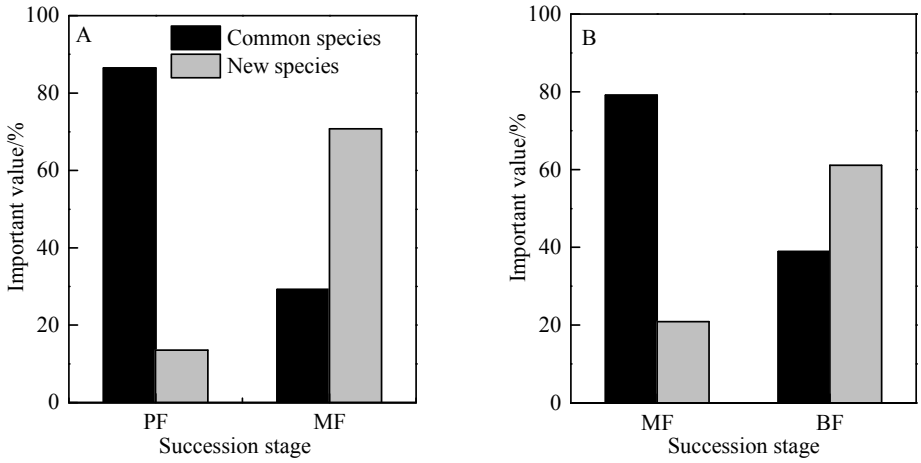

图 3 从 PF 发展为 MF 种群重要值的变化（A）及从 MF 发展到 BF 种群重要值的变化（B）

Fig. 3 The change of population important value from PF to MF (A) and from MF to BF (B)

（由 MF 的 20.9%上升至 BF 的 61.1%）（图 3B），其中鼎湖血桐和柏拉木等 BF 新增种的重要值分别上升至 8.0%和 8.1%。

24 南亚热带森林演替过程中种群个体数和碳储量的变化

从 PF 发展至 MF 过程中，共有种及 MF 相对新增种的个体数和碳储量在群落中的比例发生了变化。共有种个体数从 PF 的 86.5%下降至 MF 的 29.2%（图 4A），碳储量比例由 PF 的 90.8%下降至 MF 的 15.7%（图 2B），而新增种群个体数由 PF 的 13.5%增长至 MF 的 70.8%（图 4A），碳储量比例由 9.2%上升至 MF 的 84.3%（图 2B）。其中以马尾松为主的共有种个体数由 77.9%下降至 24.1%，碳储量比例由 PF 的 85.2%下降至 MF 的 10.5%，而 MF 相对 PF 新增的锥栗、荷木种群个体数比例之和增至 MF 的 63.0%，碳储量比例之和上升至 MF 的 76.3%。

从 MF 发展至 BF 过程中，共有种个体数比例由 MF 的 85.7%下降至 BF 的 35.9%（图 4C），碳储量比例由 MF 的 83.3%下降至 BF 的 63.1%（图 4D），而 BF 相对 MF 新增的种群个体数比例由 MF 的 14.3%上升至 BF 的 64.1%（图 4C），碳储量比例由 16.7%上升至 BF 的 36.9%（图 4D）。其中 MF 和 BF 共有种中的锥栗、荷木的个体数比例之和分别是 MF 的 63.0%和 BF 的 13.3%，碳储量比例之和分别是 MF 的 76.3%和 BF 的 50.5%。

3 讨论

3.1 森林演替过程中群落结构多样性、物种丰富度与碳储量的变化

群落演替是群落动态学的中心问题，也是现代林业经营管理中植被恢复与重建的重要理论基础（方炜等，1995），本研究通过对比 PF、MF 和 BF 群落结构多样性指数，发现群落结构多样性随群落演替不断增加。由 PF 发展到 BF，物种、径级和树高多样性指数分别由 0.7、1.6 和 0.7 增加到 2.9、2.8 和 2.0，这与北方森林群落结构多样性随群落演替增加的研究结果一致（Lei et al.，2009；Wang et al.，2011）。从 PF 发展到 MF 过程中，径级、树高多样性增长幅度高于 MF 发展至 BF 过程中径级、树高多样性的增长幅度（图 1B），表明马尾松林向针阔混交林演替过程中，群落结构多样性变化较大，同时说明森林在受到良好保护的条件下，群落结构

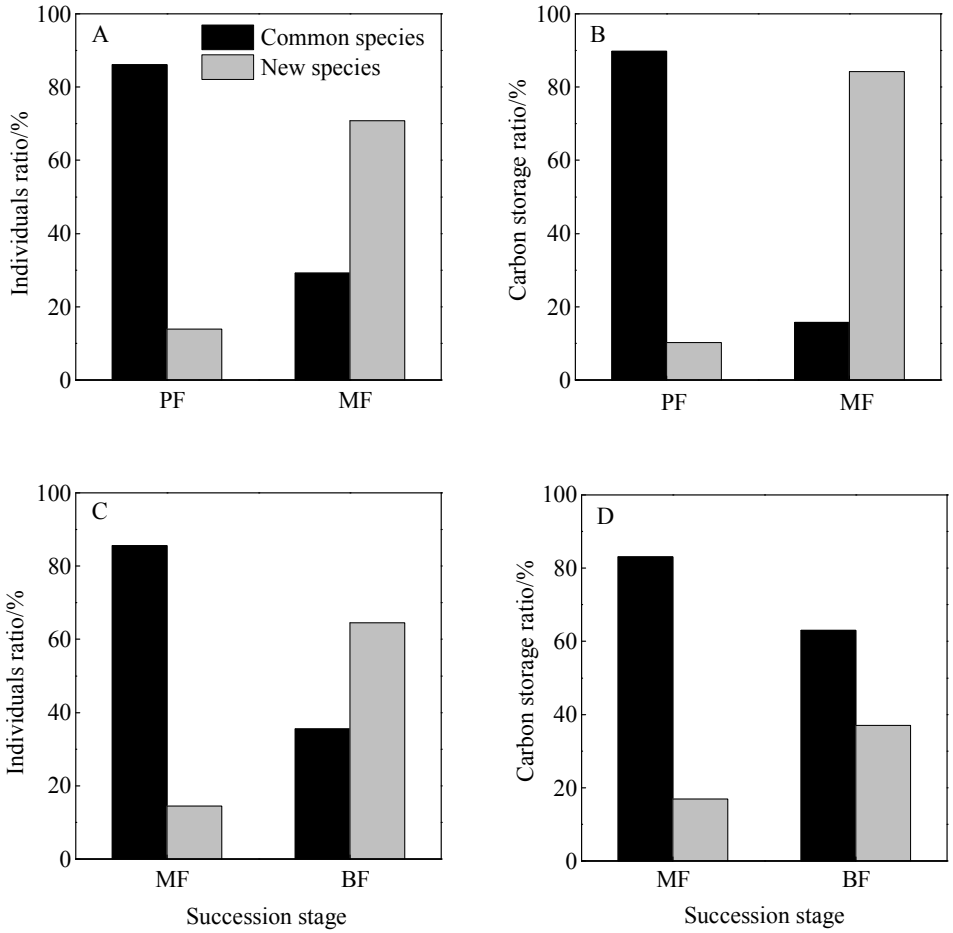

图 4 PF 到 MF（A）及 MF 到 BF（B）种群个体数和碳储量的变化

Fig. 4 Change of the individuals and carbon storage population from PF to MF (A) and from MF to BF (B)

向更为复杂的方向发展（Wang et al.，2011；Vieira et al.，2004）。

研究表明，受保护较好的南亚热带森林物种丰富度与碳储量随演替增加的趋势一致（彭少麟等，1995）。鼎湖山森林演替过程中物种丰富度和个体数均呈增加趋势，造成群落物种个体差异增大。PF、MF 和 BF 中，最大胸径的树种分别是最小胸径树种胸径的 43 倍、72 倍和 150 倍，最高树种分别是最低树种树高的 23 倍、25 倍、37 倍，并且个体差异随演替的进行不断增加。处于演替顶级的南亚热带常绿阔叶林（BF）有着复杂多层次的群落结构，维持着较稳定的碳储量（Liu et al.，2009），由于群落内物种的胸径（1~150 cm）、树高（1~37 m）跨度广（黄忠良等，1998），大个体树种多（33.4%），能够使生态位各异的物种充分利用光热水及土壤资源，达到共存，因而积累的碳储量多于群落结构多样性及物种丰富度相对较低的 PF 和 MF。因此，在马尾松人工林改造过程中，需要加强对马尾松人工林的管理与保护（Tang et al.，2011），以鼎湖山南亚热带常绿阔叶林群落结构多样性指数为参照，搭配多种阔叶树种（彭少麟等，1995），形成具有较高群落结构及物种多样性的林分，以增加区域碳储量，更好地实现森林生态系统的服务价值。

3.2 群落演替过程中种群动态变化的机制分析

共有种是指在群落演替阶段均存在，或存在于几个演替阶段中的物种，具有相同的遗传特性（杨晓东等，2013）。随着演替的推进，群落郁闭度、光照条件、光合有效辐射以及土壤中的有机质、N、P 含量均会发生显著性改变（Yan et al.，2006），共有种则能通过改变自身生理适应特性以最大限度获取环境资源，因而能随群落演替保存下来（周瑞莲等，2015），对指示群落结构和功能在演替过程中的变化具有重要作用（唐高溶等，2016）。本研究发现共有种的个体数比例、重要值以及对群落碳储量的贡献随南亚热带森林正向演替呈下降趋势，而相对新增种群的个体数占群落总个体数的比例、重要值以及对群落碳储量的贡献呈增加趋势。锥栗、荷木是 MF 相对 PF 新增的主要树种，在演替中期的混交林（MF）中，个体数比例、重要值以及对碳储量的贡献之和（76.3%）均占据绝对优势，随群落发展至演替顶级的常绿阔叶林过程中其径级范围更加扩大（黄忠良等，1998）[14-15]，个体数由在中小径级为主变为以大径级（DBH≥30 cm）为主（95.2%），仍然保持较高的优势度及对群落碳储量的贡献（50.5%），表明锥栗、荷木作为区域常见阔叶树种，将其加入低质马尾松林改造既能提高群落的物种多样性，又能增加植被碳储量。柏拉木、云南银柴及鼎湖血桐等以小径级（1 cm≤DBH<10 cm）个体为主的树种是 BF 相对 MF 的新增种群，它们虽对群落碳储量的贡献不大（5.7%），但在群落中的优势度很大（重要值位于群落的前 5 位），对群落个体数量的贡献很大（49.4%），使群落整体形成以小径级（1 cm≤DBH<10 cm）个体为主（58.2%）的分配结构。柏拉木、云南银柴及鼎湖血桐等小径级个体树种可作为马尾松改造林分的林下植物树种（黄忠良等，1998），对改善群落层次结构、增加林分结构多样性及促进林分碳循环及增加植被碳储量具有极大作用（Xiao et al.，2014；莫江明等，2002）。

3.3 马尾松人工林近自然改造的生态效益

森林生态系统的各项服务功能之间存在权衡与协同的关系（Alamgir et al.，2016；李双成等，2013；戴尔阜等，2015）。在马尾松人工林改造过程中如果仅考虑林分碳储量增加或仅注重经济利益，可能会导致林分物种多样性减少、土壤肥力下降、涵养水源及保持水土能力降低、森林火灾和病虫害加剧（罗达等，2014）。因而，需对马尾松林改造所带来的生态与经济效益进行综合评估。本研究结果表明，马尾松人工林近自然化改造可以南亚热带地区的乡土树种为主，理论上，通过适当的择伐或间伐，减少林冠层马尾松的郁闭度（罗应华等，2013；何友均等，2013），通过引入锥栗、荷木阔叶树种，使马尾松纯林形成针阔混交林，当混交林群落内个体以大径级（DBH≥30 cm）个体为主时，可以加入鼎湖血桐、柏拉木和云南银柴等以小径级（1 cm≤DBH<10 cm）个体为主的林下树种进行补充，从而缩短马尾松人工林顺行演替为南亚热带地带性植被——常绿阔叶林的演替进程，以更好地发挥森林生态系统的服务功能（何友均等，2013）。

依据第八次森林清查资料得到的广东省现有马尾松林蓄积量和面积数据（国家林业局，2014），结合材积源生物量法，估算全省马尾松林平均碳密度为 12.1 $t \cdot hm^{-2}$。以鼎湖山针阔混交林（104.4 $t \cdot hm^{-2}$）和常绿阔叶林的碳密度（146.2 $t \cdot hm^{-2}$）为参照，若引入适当的阔叶树种对现有马尾松林进行近自然改造，在面积不变的前提下，改造为针阔叶混交林和常绿阔叶林分别有 2.5×10^7 t 和 3.6×10^7 t 的植被碳汇潜力。

4 结论

鼎湖山南亚热带森林演替过程中，共有种的重要值、个体数及植被碳储量在群落中的比例不断下降，而新增种重要值、个体数及植被碳储量在群落中的比例不断上升。锥栗、荷木在群落演替过程中对群落碳储量均保持较大的贡献，因而可作为马尾松林改造为针阔混交林的首选乡土树种，以增加植被碳储量的积累。当营造的马尾松-锥栗、马尾松-荷木混交林发展至接近演替顶级，群落内物种逐渐

以大径级个体为主时，可在间伐或择伐的基础上，补充植入以小径级个体为主的乡土树种幼苗，以提高林分结构及物种的多样性，加速马尾松混交林向生态效益更高的地带性植被——常绿阔叶林的演替进程。

参考文献：

ALAMGIR M, TURTON S M, MACGREGOR C J, et al. 2016. Assessing regulating and provisioning ecosystem services in a contrasting tropical forest landscape [J]. Ecological Indicators, 64: 319-334.

ALI A, YAN E R, CHEN H Y, et al. 2016. Stand structural diversity rather than species diversity enhances aboveground carbon storage in secondary subtropical forests in Eastern China [J]. Biogeosciences Discussions, 13(16): 4627-4635.

BROSE U, HILLEBRAND H. 2016. Biodiversity and ecosystem functioning in dynamic landscapes [J]. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, 371(1694): 20150267.

CARDINALE B, WRIGHT J, CADOTTE M, et al. 2007. Impacts of plant diversity on biomass production increase through time due to complimentary resource use: A meta-analysis of 45 experiments [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 104(46): 18123-18128.

CHEN C R, XU Z H, MATHERS N. 2004. Soil carbon pools in adjacent natural and plantation forests of subtropical Australia [J]. Soil Science Society America Journal, 68(1): 282-291.

CHEN D M, ZHANG C L, WU J P, et al. 2011. Subtropical plantations are large carbon sinks: Evidence from two monoculture plantations in South China [J]. Agricultural and Forest Meteorology, 151(9): 1214-1225.

CON T V, THANG N T, DO T T, et al. 2013. Relationship between aboveground biomass and measures of structure and species diversity in tropical forests of Vietnam [J]. Forest Ecology and Management, 310: 213-218.

DĂNESCU A, ALBRECHT A T, BAUHUS J. 2016. Structural diversity promotes productivity of mixed, uneven-aged forests in southwestern Germany [J]. Oecologia, 182(2): 319-333.

FANG J Y, GUO Z D, PIAO S R, et al. 2007. Terrestrial vegetation carbon sinks in China, 1981—2000 [J]. Science in China Series D: EarthSciences, 50(9): 1341-1350.

FANG J Y, KATO T, GUO Z, et al. 2014. Evidence for environmentally enhanced forest growth [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 111(26): 9527-9532.

FANG J Y, WANG G G, LIU G H, et al. 1998. Forest Biomass of China: An Estimate Based on the Biomass-Volume Relationship [J]. Ecological Applications, 8(4): 1084-1091.

HARPER K, BOUDREAULT C, DEGRANDPRÉ L, et al. 2003. Structure, composition, and diversity of old-growth black spruce boreal forest of the Clay Belt region in Quebec and Ontario [J]. Environmental Reviews, 11(1): S79-S98.

HOOPER D U, ADAIR E C, CARDINALE B J, et al. 2012. A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change [J]. Nature, 486:105.

KÖRNER C. 2006. Plant CO_2 responses: an issue of definition, time and resource supply[J]. New Phytologist, 172(3):393.

LEI X D, WANG W F, PENG C H. 2009. Relationships between stand growth and structural diversity in spruce-dominated forests in New Brunswick, Canada [J]. Canadian Journal of Forest Research, 39(10): 1835-1847.

LIU S, LI Y L, ZHOU G Y, et al. 2009. Applying biomass and stem fluxes to quantify temporal and spatial fluctuations of an old-growth forest in disturbance [J]. Food Chemistry, 9(6): 1839-1848.

MA K P, HE J S, HELGE B, et al. 2017. Biodiversity-ecosystem functioning research in Chinese subtropical forests [J]. Journal of Plant Ecology, 10(1): 1-3.

MONTAGNINI A, ALLEGRINI P, CHILLEMI S, et al.1998. Rescaling prescriptions: On the conflict between Hurst's analysis and the second moment prediction [J]. Physics Letters A, 244(4): 237-244.

PEICHL M, ARAIN M A. 2007. Allometry and partitioning of above- and belowground tree biomass in an age-sequence of white pine forests [J]. Forest Ecology and Management, 253(1-3): 68-80.

RESH S C, DAN B, PARROTTA J A. 2002. Greater. Soil Carbon Sequestration under Nitrogen-Fixing Trees Compared with Eucalyptus Species [J]. Ecosystems, 5(3): 217-231.

SMITH C K, GHOLZ H L, OLIVEIRA F D. 1998. Soil nitrogen dynamics and plant-induced soil changes under plantations and primary forest in lowland Amazonia, Brazil [J]. Plant and Soil, 200(2): 193-204.

TANG X L, WANG Y P, ZHOU G Y, et al. 2011. Different patterns of ecosystem carbon accumulation between a young and an old-growth subtropical forest in Southern China [J]. Plant Ecology, 212(8): 1385-1395.

TAYLOR A, WANG R, HAN Y H, et al. 2006. Carbon storage in a chronosequence of red spruce (Picea rubens) forest [J]. Canadian Journal of Forest Research, 37(11): 2260-2269.

TURNBULL J W. 1999. Planted Forests: Contributions to the Quest for Sustainable Societies [J]. Springer Netherlands, 17: 37-52

VIEIRA S, CAMARGO P B, SELHORST D, et al. 2004. Forest Structure and Carbon Dynamics in Amazonian Tropical Rain Forests [J]. Oecologia, 140(3): 468-479.

WANG W, LEI X, MA Z, et al. 2011. Positive Relationship between Aboveground Carbon Stocks and Structural Diversity in Spruce-Dominated Forest Stands in New Brunswick [J]. Canada: Forest Science, 57(6): 506-515.

XIAO Y, ZHOU G Y, ZHANG Q M, et al. 2014. Increasing active biomass carbon may lead to a breakdown of mature forest equilibrium [J]. Scientific Reports, 4(2): 3681.

YOSHIDA T, NAITO S, NAGUMO M, et al. 2017. Structural complexity and ecosystem functions in a natural mixed forest under a single-tree selection silviculture [J]. Sustainability, 9(11): 2093.

YAN E R, WANG X H, HUANG J J , et al. 2006. Shifts in plant nutrient use strategies under secondary forest succession [J]. Plant and Soil, 289, 187-197.

ZHANG Y, CHEN H Y. 2015. Individual size inequality links forest diversity and aboveground biomass [J]. Journal of Ecology, 103(5): 1245-1252.

程中倩, 袁红姗, 吴水荣, 等. 2017. 树种选择与配置对森林生态系统服务的影响[J]. 世界林业研究, 30(01): 31-36.

崔宁洁, 张丹桔, 刘洋, 等. 2014. 不同林龄马尾松人工林林下植物多样性与土壤理化性质[J]. 生态学杂志, 33(10): 2610-2617.

戴尔阜, 王晓莉, 朱建佳, 等. 2015. 生态系统服务权衡/协同研究进展与趋势展望[J]. 地球科学进展, 30(11): 1250-1259.

樊后保, 李燕燕, 苏兵强, 等. 2006. 马尾松-阔叶树混交异龄林生物量与生产力分配格局[J]. 生态学报, 26(8): 2463-2473.

方炜, 彭少麟. 1995. 鼎湖山马尾松群落演替过程物种变化之研究[J]. 热带亚热带植物学报, (4): 30-37.

方运霆, 莫江明, 彭少麟, 等. 2003. 森林演替在南亚热带森林生态系统碳吸存中的作用[J]. 生态学报, 23(9): 1685-1694.

冯瑞芳, 杨万勤, 张健. 2006. 人工林经营与全球变化减缓[J]. 生态学报, 26(11): 3870-3877.

国家林业局. 2014. 第八次全国森林资源清查结果[J]. 林业资源管理, (1): 1-2.

韩锦春, 李宏开. 2000. 马尾松混交林混交模式的多层次综合评判[J]. 植物生态学报, 24(4): 498-501.

何友均, 梁星云, 覃林, 等. 2013. 南亚热带人工针叶纯林近自然改造早期对群落特征和土壤性质的影响[J]. 生态学报, 33(8): 2484-2495.

胡婵娟, 郭雷. 2012. 植被恢复的生态效应研究进展[J]. 生态环境学报, 1(9): 1640-1646.

黄忠良, 孔国辉, 叶万辉, 等. 1998. 锥栗、黄果厚壳桂群落种群垂直结构与年龄结构及其动态特征[C]//中国科学院鼎湖山森林生态系统定位研究站，鼎湖山国家级自然保护区管理处编. 热带亚热带森林生态研究. 第 8 集. 北京: 气象出版社: 7-17.

孔国辉，叶万辉，黄忠良，等. 1998. 锥栗、黄果厚壳桂群落组成及其对区域物种库的贡献[C]//中国科学院鼎湖山森林生态系统定位研究站，鼎湖山国家级自然保护区管理处编.热带亚热带森林生态研究. 第 8 集. 北京: 气象出版社: 1-6.

李金英, 曾祥划, 吴刚, 等. 2004. 马尾松纯林的更新改造[J]. 热带林业, 32(3): 39-40.

李双成, 张才玉, 刘金龙, 等. 2013. 生态系统服务权衡与协同研究进展

及地理学研究议题[J]. 地理研究, 32(8): 1379-1390.
陆元昌, 张守攻, 雷相东, 等. 2009. 人工林近自然化改造的理论基础和实施技术[J]. 世界林业研究, 22(1): 20-27.
罗达, 史作民, 唐敬超, 等. 2014. 南亚热带乡土树种人工纯林及混交林土壤微生物群落结构[J]. 应用生态学报, 25(9): 2543-2550.
罗达, 史作民, 王卫霞, 等. 2015. 南亚热带格木、马尾松幼龄人工纯林及其混交林生态系统碳氮储量[J]. 生态学报, 35(18): 6051-6059.
罗应华, 孙冬婧, 林建勇, 等. 2013. 马尾松人工林近自然化改造对植物自然更新及物种多样性的影响[J]. 生态学报, 33(19): 6154-6162.
莫江明, Sandra Brown, 彭少麟, 等. 2002. 林下层植物在退化马尾松林恢复初期养分循环中的作用[J]. 生态学报, 22(9): 1407-1413.
莫江明, 彭少麟, Sandra Brown, 等. 2004. 鼎湖山马尾松林植物养分积累动态及其对人为干扰的响应[J]. 植物生态学报, 28(6): 810-822.
彭少麟, 方炜. 1995. 南亚热带森林演替过程生物量和生产力动态特征[J]. 生态科学, (2): 1-9.
彭少麟, 方炜. 1995. 南亚热带森林演替过程生物量和生产力动态特征[J]. 生态科学, (2): 1-9.
彭少麟, 陆宏芳. 2003. 生态恢复、设计与景观生态学——第十五届国际恢复生态学大会综述[J]. 生态学报, 23(12): 256.
彭少麟, 张祝平. 1994. 鼎湖山针阔叶混交林的第一性生产力研究[J]. 生态学报, 14(3): 300-305.
彭少麟. 1995. 中国南亚热带退化生态系统的恢复及其生态效应[J]. 应用与环境生物学报, 1(4): 403-414.
彭少麟. 1996. 南亚热带退化生态系统恢复和重建的生态学理论和应用[J]. 热带亚热带植物学报, (3): 36-44.
秦建华, 姜志林. 1999. 培育优质阔叶材混交林与森林可持续经营[J]. 世界林业研究, 12(4): 6-11.
覃林, 何友均, 李智勇, 等. 2011. 南亚热带红椎马尾松纯林及其混交林生物量和生产力分配格局[J]. 林业科学, 47(12): 17-21.
唐高溶, 郑伟, 王祥, 等. 2016. 喀纳斯景区山地草甸不同退化阶段群落共有种的生态化学计量特征研究[J]. 草业学报, 25(12): 63-75.
唐旭利, 周国逸, 温达志, 等. 2003. 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林 C 贮量分布[J]. 生态学报, 23(1): 90-97.
王伯荪, 彭少麟. 1985. 鼎湖山森林群落分析Ⅴ.群落演替的线性系统与预测[J]. 中山大学学报(自然科学版), (4): 77-82.
王春梅, 王汝南, 蔺照兰. 2010. 提高碳汇潜力:量化树种和造林模式对碳储量的影响[J]. 生态环境学报, 19(10): 2501-2505.
温达志, 魏平. 1997. 鼎湖山锥栗+黄果厚壳桂+荷木群落生物量及其特征[J]. 生态学报, 17(5): 497-504.
徐冰, 郭兆迪, 朴世龙, 等. 2010. 2000—2050 年中国森林生物量碳库:基于生物量密度与林龄关系的预测[J]. 中国科学: 生命科学, 40(7): 587-594.
杨晓东, 阎恩荣, 张志浩, 等. 2013. 浙江天童常绿阔叶林演替阶段共有种的树木构型[J]. 植物生态学报, 37(7): 611-619.
叶万辉, 曹洪麟, 黄忠良, 等. 2008. 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林 20 公顷样地群落特征研究[J]. 植物生态学报, 32(2): 274-286.
周国逸, 周存宇, LIU S G, 等. 2005. 季风南亚热带常绿阔叶林恢复演替系列地下部分碳平衡及累积速率[J]. 中国科学, 35(6): 502-510.
周瑞莲, 侯玉平, 左进城, 等. 2015. 不同沙地共有种沙生植物对环境的生理适应机理[J]. 生态学报, 35(2): 340-349.

Dynamics of Structural Diversity and Carbon Storage along A Successional Gradient in South Subtropical Forest

XIA Yanju[1, 2, 3], ZHANG Jing[1, 2, 3], ZOU Shun[1, 2, 3], TANG Xuli[1*], LI Feng[1, 2, 3]

1. South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China;

2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China;

3. Key Laboratory of Vegetation Restoration and Management of Degraded Ecosystem, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China

Abstract: The aim of this study is to study the relationships among species diversity, community structure and vegetation carbon sequestration during community succession in southern subtropical forest and provide a theoretical basis for natural transformation of *Pinus massoniana* plantation. A *Pinus massoniana* forest (PF), coniferous and broad-leaved mixed Forest (MF), and monsoon evergreen broad-leaved forest (BF) along a succession gradient in southern subtropical forest in Dinghushan Biosphere were selected, we analyzed the trait of species, structural diversity and compared the dynamic of the common species and new species during forest succession based on data from the sample plots survey. The results showed that: (1) The species richness, community structure diversity and carbon storage increased with forest succession, the increase extent of species richness was greater than that of carbon storage. (2) Based on three different diameter at breast height (DBH) classes, small (1 cm≤DBH<10 cm), middle (10 cm≤DBH<30 cm) and large (DBH≥30 cm) diameter class during forest succession, both the individuals ratio and carbon storage ratio of the common species during PF to MF were decreased in all diameter classes. From MF to BF, the small diameter class individuals ratio of the common species during MF to BF decreased, whereas both of the common species large diameter class individuals (from 2.1% in MF to 33.4% in BF) and carbon storage ratio increased (from 7.3% in MF to 64.4% in BF) from MF to BF. And (3) the important value, individual ratio and carbon storage ratio were decreased along the south subtropical forest succession. However, new population was in the opposite direction: the important value, the individuals ratio and the carbon storage ratio were increasing with the forest succession. As the common species from MF to BF, *Castanopsis chinensis* and *Schima superba* contributed 76.3% in MF and 50.5% in BF of the total carbon storage, far more than other populations and therefore suit in *Pinus massoniana* plantation reconstruction to improve the species diversity, community structure and vegetation carbon storage.

Key words: Dinghushan; diversity; carbon storage; important value; population change