

DOI: 10.11913/PSJ.2095-0837.2022.20169

王璐颖, 周璋, 张涛, 林明献, 张春生, 李意德, 陈德祥. 树种组成和径级结构对热带次生林生物量恢复影响的研究[J]. 植物科学学报, 2022, 40(2): 169-176

Wang LY, Zhou Z, Zhang T, Lin MX, Zhang CS, Li YD, Chen DX. Effects of tree species composition and diameter class structure on biomass restoration of secondary tropical forest[J]. *Plant Science Journal*, 2022, 40(2): 169-176

树种组成和径级结构对热带次生林生物量恢复影响的研究

王璐颖^{1,2}, 周璋^{1,3,4}, 张涛³, 林明献³, 张春生^{1,4}, 李意德^{1,4}, 陈德祥^{1,3,4*}

(1. 中国林业科学研究院热带林业研究所, 海南尖峰岭森林生态系统国家野外科学观测研究站, 广州 510520;

2. 南京林业大学, 南京 210037; 3. 中国林业科学研究院热带林业研究所试验站, 海南乐东 572542;

4. 国家林业和草原局森林碳汇研究与实验中心, 海南三亚 527000)

摘要: 本研究在海南尖峰岭和吊罗山热带林区海拔 245~1255 m 范围内根据林分恢复时间设立固定监测样地, 探讨了森林地上生物量与树种组成和径级结构的关系。结果显示: 海南热带次生林平均地上生物量为 $(155.38 \pm 37.16) \times 10^3 \text{ kg/hm}^2$, 其中低地次生雨林为 $(137.91 \pm 31.02) \times 10^3 \text{ kg/hm}^2$, 山地次生雨林为 $(160.39 \pm 42.13) \times 10^3 \text{ kg/hm}^2$ 。自然恢复状态下的生物量恢复率与恢复时间呈显著正相关关系, 但难以在短时间内恢复至原始林水平。生物量恢复受树种组成和径级结构的显著影响, 大径级林木生物量占比随恢复时间显著增加, 小径级林木生物量占比随恢复时间显著降低。恢复 26 年的山地次生雨林小径级林木生物量占比高出原始林 58%, 大径级林木生物量占比则低 68%; 恢复 35 年的低地雨林次生林小径级林木生物量占比比原始林高 30%, 大径级林木生物量占比则低 20%; 随恢复时间增加, 速生树种的种类和数量逐渐减少, 生物量占比下降 7% 左右; 而慢生树种则均呈增加趋势, 生物量增长 20%~32%。本研究结果对热带森林的有效保护与科学恢复、提高森林碳汇能力等具有重要的指导意义。

关键词: 次生林; 演替; 生物量恢复; 生长策略; 径级

中图分类号: S758

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2022)02-0169-08

Effects of tree species composition and diameter class structure on biomass restoration of secondary tropical forest

Wang Lu-Ying^{1,2}, Zhou Zhang^{1,3,4}, Zhang Tao³, Lin Ming-Xian³,
Zhang Chun-Sheng^{1,4}, Li Yi-De^{1,4}, Chen De-Xiang^{1,3,4*}(1. *Research Institute of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Jianfengling Long-Term Research Station for Tropical Forest Ecosystem, Guangzhou 510520, China*; 2. *Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China*; 3. *Experimental Station of Research Institute of Tropical Forestry Chinese Academy of Forestry, Ledong, Hainan 572542, China*;4. *Forest Carbon Sequestration Research and Experimental Center of the State Forestry and Grassland Administration, Sanya, Hainan 527000, China*)

Abstract: In this study, 32 permanent plots with different recovery times were set up in Jianfengling and Diaoluoshan areas of Hainan Island within an elevational range of 245–1255 m above sea level in order to analyze the relationship between aboveground biomass and forest tree species composition and diameter at breast height (DBH) class. Results showed that the average aboveground biomass (AGB) of the pan-tropical forest was $(155.38 \pm 37.16) \times$

收稿日期: 2021-07-26, 修回日期: 2022-01-13。

基金项目: 国家自然科学基金(41773071, 41171040); 国家林业局“尖峰岭生态定位站运行补助”计划(2020132002); 科技部“海南尖峰岭森林生态系统重点野外科学观测研究站运行费”。

This work was supported by grants from the National Natural Science Foundation of China (41773071, 41171040), State Forestry Administration “Jianfengling Ecological Positioning Station Operation Subsidy” (2020132002), and Ministry of Science and Technology “Hainan Jianfengling Forest Ecosystem Key Field Scientific Observation and Research Station Operation Fee”.

作者简介: 王璐颖(1997–), 女, 硕士研究生, 研究方向为森林生态学(E-mail: 398637237@qq.com)。

* 通讯作者(Authors for correspondence. E-mail: dchen@caf.ac.cn)。

10^3 kg/hm^2 , while biomasses of the secondary forest of the lowland and montane rainforests were $(137.91 \pm 31.02) \times 10^3$ and $(160.39 \pm 42.13) \times 10^3 \text{ kg/hm}^2$, respectively. The biomass recovery rate and natural recovery time showed a significant positive correlation through binomial fitting, with more than 70 years required to restore 95% of AGB of the primary forest. In the process of community succession, the species composition and stand structure were constantly changing. The biomass proportion of the large-diameter tree class increased significantly with recovery time, whereas small-diameter trees decreased significantly with recovery time. The biomass ratio of the large-diameter tree class in the early recovery stage accounted for less than 10% of secondary forest, but increased to 20% in the middle recovery period, and reached 70% in primary forest. With ongoing recovery, the biomass ratio of fast-growing tree species in the community decreased by more than 10%, while the ratio of slow-growing tree species in the primary forest increased by 20%–32%. Thus, the AGB recovery rate in tropical secondary forests increased significantly with the increase in recovery time. The composition dynamics of large-diameter trees and slow-growing species during the recovery process are important drivers of forest biomass recovery. The results should help improve our understanding of the dynamic changes in AGB during tropical secondary forest recovery.

Key words: Secondary forest; Succession; Biomass resilience; Growth strategy; Diameter at breast height class

热带森林储存了陆地碳库的45%左右,是陆地生态系统主要的碳库,在全球碳循环中发挥着重要作用^[1]。近几个世纪以来,人类干扰活动和全球气候变暖引起了森林生态系统结构和功能发生改变甚至退化,越来越多的热带原始林演变为次生林,树木生长率下降^[2]。热带地区作为土地利用变化最剧烈的地区之一,森林砍伐和森林再生之间的不平衡也对全球碳循环及气候变化有着巨大的影响^[3]。目前已有大量研究致力于阐明热带森林的干扰对全球碳收支的影响^[4–6],但关于热带森林恢复过程中的生物量变化及其影响因素的研究却较少。热带森林的更新及生物量的恢复速率可能受树种组成和环境因子等多方面因素共同影响,目前对于其变化规律及驱动因素的了解仍不透彻。

世界上半以上的热带森林属于次生林^[7]。热带次生林的生长速度快,固碳效率高,对大气 CO_2 的固定及缓解全球气候变化有巨大的影响。相关研究表明热带森林采伐干扰后剩余林分的生长速度更快,固碳能力更高^[3]。但次生林的恢复速度以及它们能在多大程度上提供与其替代的原始林同等水平的固碳功能依旧不确定。目前热带森林恢复研究主要集中于美洲和非洲,鲜有研究报道亚洲热带次生林恢复过程中生物量的变化^[8,9]。树种组

成和结构作为最重要的林分结构特征,在次生林恢复过程中也将发生动态变化,恢复速率和演替方向受树种组成和林分结构的影响,不同树种由于生物学特性和立地条件差异具有不同的生长过程^[10]。不同恢复阶段树种组成和林分结构对生物量碳固存有明显差异,如固氮树种对碳的直接固定作用在演替早期最大,随着演替进行不断减弱,在成熟森林中再次变得显著^[11,12]。由于热带森林树种组成空间异质性强,不同地区热带森林间存在着较大差异^[13]。海南岛热带森林中是否也存在次生林恢复过程树种组成和林分结构的显著变化?这些问题还需要进一步开展和补充热带森林的相关案例研究。

亚洲热带森林长期受到砍伐和台风的干扰,森林破碎化严重^[14]。20世纪90年代,海南岛全面禁伐热带天然林,多年的封山育林使得热带森林得以恢复。本文通过对海南热带森林固定样地监测数据的分析,试图探究不同恢复时间的热带森林地上生物量的变化动态,并探讨树种组成和径级结构对林分生物量恢复所起的驱动作用。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

尖峰岭和吊罗山林区分别位于海南省乐东黎族自治县和东方市交界处($18^\circ 20' \sim 18^\circ 57' \text{N}$, <http://www.plantscience.cn>

108°41' ~ 109°12'E) 和陵水、保亭、琼中三县交接处(18°40' ~ 18°48'N, 109°45' ~ 109°56'E), 同属海南5大林区, 是中国热带雨林保存相对集中的区域。区内地形地貌独特, 自然生态环境条件优越, 属热带海洋性季风气候, 年均气温 24.5°C, >10°C 年(a) 积温 9000°C, 最冷月平均气温 19.4°C, 最热月平均气温 27.3°C, 年均降水量 2566 mm, 干湿两季明显^[15]。林区内既有大面积的原生林, 又有处于演替各个阶段的大面积次生林, 其自然植被基本代表了海南岛南部的的主要植被类型^[16]。

1.2 样地设置与调查

结合历史采伐记录与林区工作人员访问调查, 获取样地恢复时间及干扰方式等信息, 在海南尖峰岭和吊罗山两大林区中设置不同恢复时间(恢复时间低于 40 年认为林分处于恢复前期)的 32 块山地次生雨林与低地次生雨林固定样地进行研究。同时在两个林区内分别选取立地条件相似、森林类型相同的林龄超过 100 年的 4 个原始林样地作为对照。低地雨林样地大小均为 50 m × 50 m, 林分以青皮(*Vatica mangachapoi* Blanco)、厚壳桂(*Cryptocarya chinensis* (Hance) Hemsl.)、鸭脚木(*Schefflera octophylla* (Lour.) Harms) 等为主; 山地样地大小为 25 m × 25 m, 林分以盘壳栎(*Cyclobalanopsis patelliformis* (Chun) Y. C. Hsu et H. W. Jen)、小叶白椎(*Castanopsis tonkinensis* Seem.)、闽粤栲(*Castanopsis fissa* (Champ. ex Benth.) Rehd. et Wils.) 等为主。所选样地的基本信息情况见附表 1¹⁾。样地选择基本遵循以下原则: 尽量保证地形、群落类型、土壤类型和母岩一致; 避免人为干扰, 但又方便调查人员抵达; 能够保证进行长期的监测, 不会出现数据中断。样地基本为南北(S/N)和东西(E/W)走向。

采用相邻格子样方法, 将样地分割成若干个 10 m × 10 m 的小样方, 然后对每个样方内距离树干基部 1.3 m 处的直径(DBH)大于 10 cm 的林木(包括大的棕榈科及藤本植物, 下同)进行每木调查, 记录种名、科属、坐标、树高、胸径、冠幅等, 并挂上标签。对于板根植物, 若 1.3 m 处为板根, 则在高于板根最上端 50 cm 处测定胸径, 同

时记录测定点高度。对于木质藤本植物, 在 0 ~ 2.5 m 高处只要任何一点直径大于 10 cm, 则将该个体记录在案, 其直径进行 3 点测定^[17]: (i) 沿茎长 1.3 m 处; (ii) 离地面高 1.3 m 处; (iii) 沿茎长 0 ~ 2.5 m 最大直径处。同时, 还需记录藤本植物是否已延伸至样地外。

1.3 径级划分标准

热带森林中林木 DBH < 10 cm 的个体数量虽然多, 但生物量占比却不高^[17,18], 为此本文根据野外调查数据, 并参考相关林木径级划分方法^[19], 将 DBH = 10 cm 作为起测直径, 每隔 10 cm 为一个径级, 按上限排外法将径级划分 6 级, 即 1 级: 10 cm ≤ DBH < 20 cm; 2 级: 20 cm ≤ DBH < 30 cm; 3 级: 30 cm ≤ DBH < 40 cm; 4 级: 40 cm ≤ DBH < 50 cm; 5 级: 50 cm ≤ DBH < 60 cm; 6 级: DBH ≥ 60 cm。

1.4 生物量计算

由于热带森林树种繁多, 海南热带山地雨林 1.0 hm² 固定样地数据显示 DBH ≥ 1.0 cm 的树种约为 250 种, 无法采用单一种的异速生长方程利用胸径、树高等来估算林木生物量。因此, 本研究利用多树种的混合回归模型计算单株个体的生物量, 将样地清查数据转换成林分水平生物量^[20]。计算公式如下:

$$\text{树干: } W_t = 0.022\ 816(D^2 H)^{0.992674} \quad (1)$$

$$\text{树皮: } W_{bk} = 0.006\ 338(D^2 H)^{0.902418} \quad (2)$$

$$\text{树枝: } W_{br} = 0.005\ 915(D^2 H)^{0.999046} \quad (3)$$

$$\text{树叶: } W_l = 0.005\ 997(D^2 H)^{0.804661} \quad (4)$$

$$\text{地上生物量: } W_{AGB} = W_t + W_{bk} + W_{br} + W_l \quad (5)$$

式中, W 为生物量(kg); D 为胸径(cm); H 为树高(m)。

本文采用相对恢复概念对地上生物量恢复情况进行量化。计算公式为: 地上生物量恢复率 = 次生林地上生物量/该地同类型原始林生物量中位数 × 100%。

基于文献数据和资料, 根据胸径测量数据, 以胸径的年平均生长量为主要划分标准, 按照其分布范围将林木划分为 3 种类型, 胸径年平均生长量大于 0.5 cm 为速生树种, 小于 0.2 cm 为慢生树种, 在 0.2 ~ 0.5 cm 之间的为中生类型^[21]。使用多元

1) 如需查阅附表内容请登录《植物科学学报》网站(<http://www.plantscience.cn>)查看本期文章。

分析方法将生物量恢复率与径级结构及树种组成两个指标进行相关性分析。

1.5 统计分析

采用 SPSS 23.0 软件对数据进行单因素方差分析 (One-way ANOVA), 运用 R 和 Origin 软件对数据进行多项式回归及线性回归、绘制散点图及回归曲线图。

2 结果与分析

2.1 热带次生林恢复过程中生物量变化动态

热带次生林地上生物量在 $68.47 \times 10^3 \sim 238.22 \times 10^3 \text{ kg/hm}^2$ 范围内波动, 平均值为 $(155.38 \pm 37.16) \times 10^3 \text{ kg/hm}^2$ 。其中, 低地次生雨林生物量平均值为 $(137.91 \pm 31.02) \times 10^3 \text{ kg/hm}^2$, 山地次生雨林生物量平均值为 $(160.39 \pm 42.13) \times 10^3 \text{ kg/hm}^2$ 。取次生林对应区域的原始林样地地上生物量的中值作为次生林演替末期的对照, 其中热带低地原始雨林地上生物量为 $199.5 \times 10^3 \text{ kg/hm}^2$, 山地原始雨林地上生物量为 $248.95 \times 10^3 \text{ kg/hm}^2$ 。

热带次生林地上生物量恢复率与恢复时间的关系结果显示(图 1), 生物量与恢复时间为显著线性正相关关系 ($P < 0.05$)。随恢复时间的增加, 热带森林地上生物量的恢复率不断增加。30 ~ 50 年生低地次生雨林生物量恢复率的斜率为 3.21; 山地次生雨林在 20 ~ 30 年内为 5.39, 而 30 ~ 50 年间为 3.59, 表明早期的恢复速度较快, 同时也反映了森林砍伐后的恢复速度由快变慢, 最终达到一个相对稳定的水平。

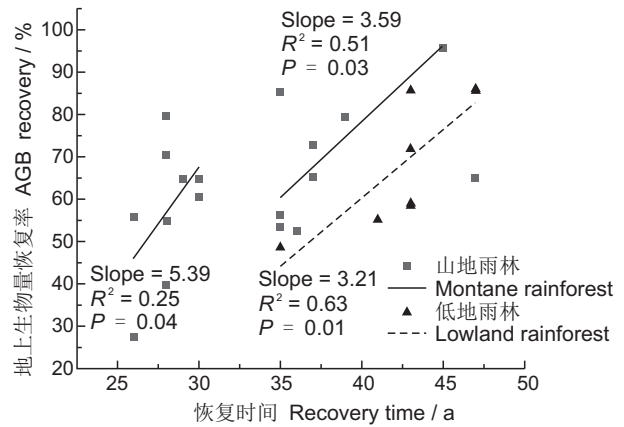


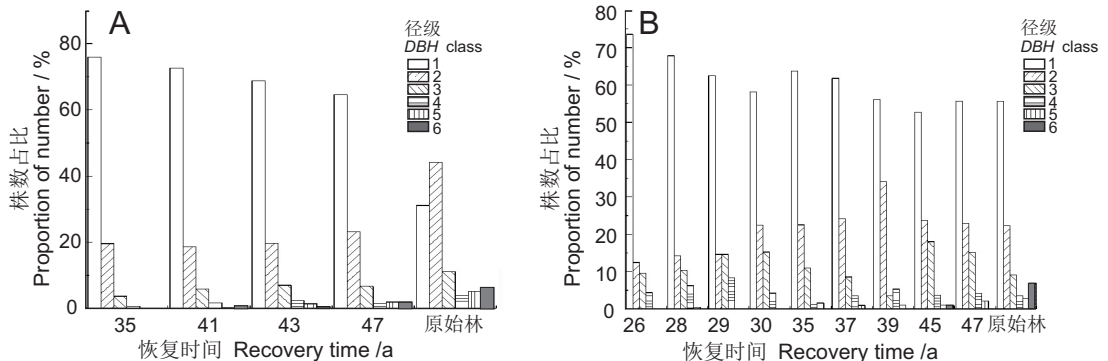
图 1 不同恢复时间下热带森林次生林生物量恢复率的动态变化

Fig. 1 Dynamic change in recovery rate of secondary tropical forest biomass with recovery time

2.2 热带次生林恢复过程中生物量径级分配动态

从株数的整体分布来看, 小径级株数占比较大, 随径级增大其株数占比逐渐减小(图 2), 表明次生林仍然处在早期的恢复过程中。但随着恢复时间的增加, 不同径级的株数结构将发生显著变化。

恢复早期 (< 30 年), $DBH < 20 \text{ cm}$ 的小径级个体数量占比约为 67%, 中径级个体 ($20 \text{ cm} \leq DBH < 50 \text{ cm}$) 约为 30%, $DBH \geq 50 \text{ cm}$ 的大径级个体数量占比不足 1%。随着恢复时间增加, 恢复中期 (30 ~ 50 年) 从小到大各个径级的个体数量占比分别为 58%、40% 和 2%。原始林中从小到大各个径级的个体数量占比分别为 55%、35% 和 10%。在恢复过程中, 各径级株数占比始终表现为小径级 > 中径级 > 大径级。随着恢复时



A: 低地雨林; B: 山地雨林。

A: Lowland rainforest; B: Montane rainforest.

图 2 不同恢复时间下不同径级个体的株数占比

Fig. 2 Proportion of individual plants of different DBH classes under different recovery time

间增加，小径级林木株数表现出明显的下降趋势，中径级林木株数占比稳定，表现出先增加后减少的趋势，大径级林木在恢复初期和中期占比持续偏低，而在原始林中数量占比增加显著。

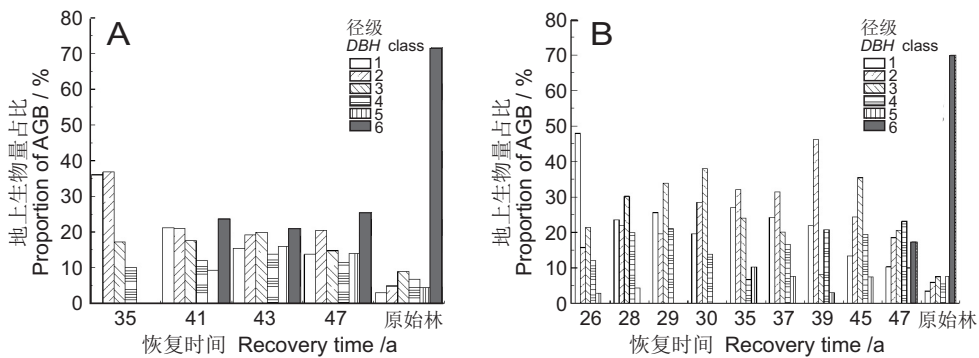
不同径级的生物量结构与径级结构存在较大差异(图 3)。在森林恢复过程中，各径级生物量占比从早期的中径级 > 小径级 > 大径级，演变为中期的中径级 > 大径级 > 小径级，原始林中则表现为大径级 > 中径级 > 小径级。其中，恢复早期小径级个体生物量占比约为 47%，中径级占比约为 49%，大径级占比约 3%。恢复中期小径级个体生物量占比随恢复时间增加从 26% 逐渐减少为 10%，中径级个体对森林生物量的贡献逐渐增加，并占据主导地位，生物量占比稳定在 70% 左右，大径级个体生物量占比随恢复时间增加从 10% 逐渐上升为 27%。原始林中从小到大，各个径级的个体数量占比分别为 3%、19% 和 78%，

大径级林木取代中径级林木，在林分生物量中起主导作用。

2.3 热带次生林生物量恢复过程中树种组成特征

随着热带森林次生林的恢复，其地上部分生物量不断增加，树种组成也不断发生改变。作为热带森林原始林中上层乔木的主要代表种壳斗科、豆科、樟科等树种生物量从恢复早期到中后期增加最为显著。随恢复过程的进行，低地雨林中豆科树种生物量占比增幅超过 20%，壳斗科、茜草科、樟科增加约 10%；山地雨林中壳斗科树种生物量占比增幅则达 27%(图 4)。

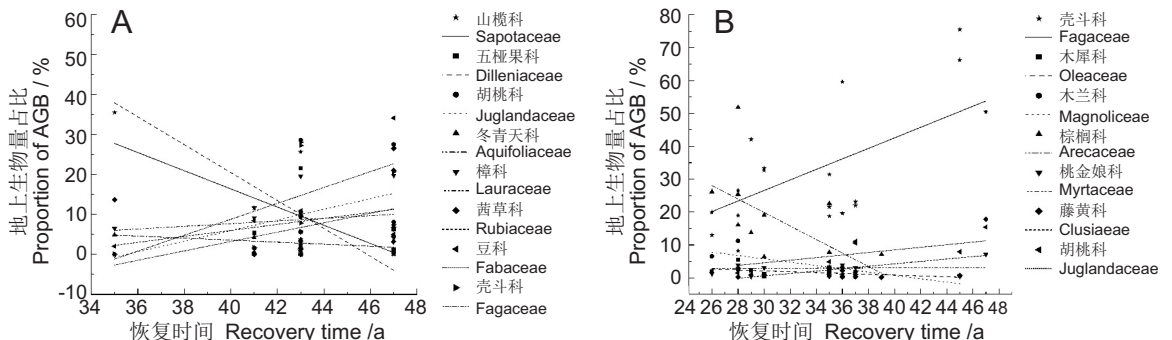
林分中不同生长特性的树种随着热带森林次生林恢复进程其生物量占比也发生显著变化。如图 5 和图 6 显示，随次生林不断恢复，慢生树种生物量占比不断增加，而速生树种占比则大幅下降，且慢生树种生物量占比增长速率明显大于速生树种占比的降低速率，热带山地次生雨林表现尤为明显。热



A: 低地雨林; B: 山地雨林。
A: Lowland rainforest; B: Montane rainforest.

图 3 不同恢复时间下不同径级个体的生物量占比

Fig. 3 Biomass proportion of individuals of different DBH classes under different recovery time

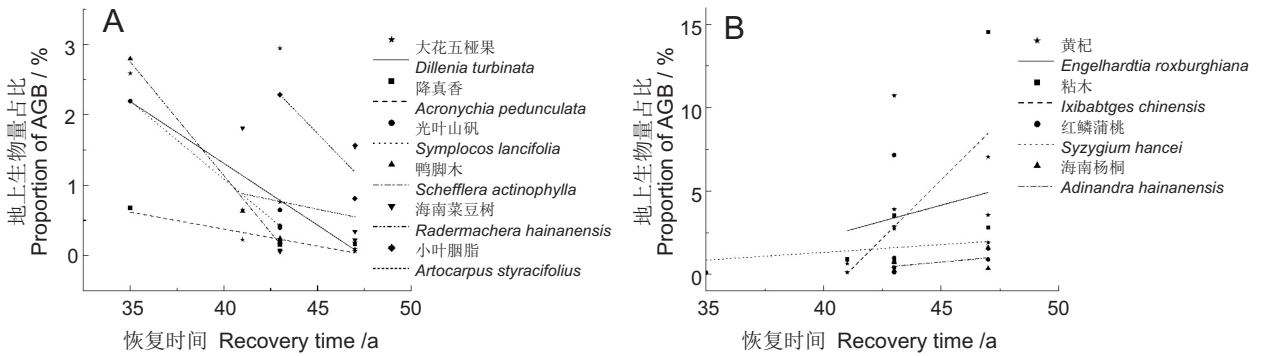


A: 低地雨林; B: 山地雨林。线性回归线所基于的原始图以点表示 ($P < 0.05$)，下同。

A: Lowland rainforest; B: Montane rainforest. Original graph on which linear regression lines are based is indicated by dots ($P < 0.05$), same below.

图 4 不同恢复时间下不同种群生物量占比的动态变化

Fig. 4 Biomass change trend of different populations with recovery time

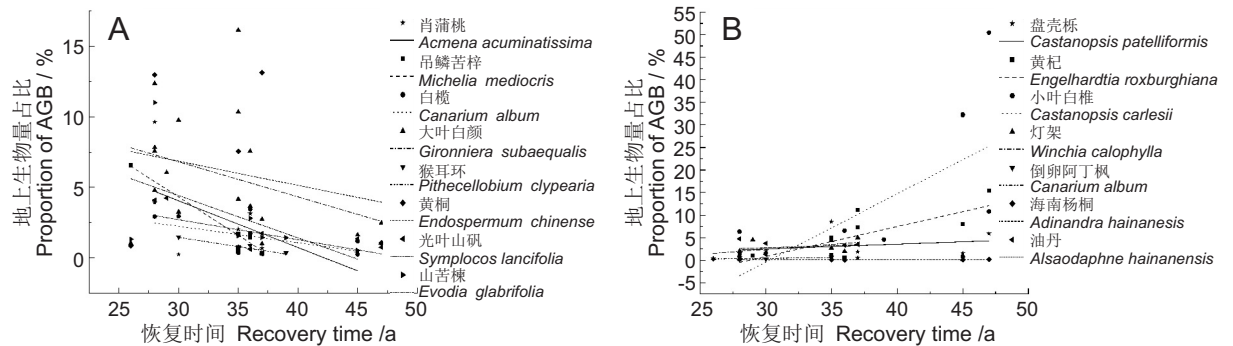


A: 速生树种; B: 慢生树种。

A: Fast growing species; B: Slow growing species.

图5 不同恢复时间下低地雨林典型树种的生物量变化趋势

Fig. 5 Biomass change trend of typical tree species in lowland rainforest with recovery time



A: 速生树种; B: 慢生树种。

A: Fast growing species; B: Slow growing species.

图6 不同恢复时间下山地雨林典型树种的生物量变化趋势

Fig. 6 Biomass change trend of typical tree species in montane rainforest with recovery time

带低地次生雨林恢复到35~45年间,速生树种鸭脚木、大花五桠果(*Dillenia turbinat* Finet et Gagnep.)、光叶山矾(*Symlocos lancifolia* Sieb. et Zucc)等生物量下降3%,占比接近于0,甚至从林分中逐渐消失;慢生树种粘木生物量占比则增长至15%,黄杞(*Engelhardtia roxburghiana* Wall.)、海南杨桐(*Adinandra hainanensis* Hayata l.c. Pl. Formos.)、红鳞蒲桃(*Syzygium hancei* Merr. et Perry)的整体增长趋势在1%左右。热带山地次生雨林恢复到26~47年间,山苦楝(*Tetradium glabrifolium* (Champ. ex Benth.) T. G. Hartley)、黄桐(*Endospermum chinense* Benth.)等速生树种生物量占比整体呈下降趋势,均在7%左右,多个树种在恢复47年时地上生物量占比接近0;中生树种中小叶白椎从0.4%增长至32%,黄杞从0.5%增至15%;盘壳栎、灯架(*Tinchia calophylla* A. DC.)等典型慢生树种都有不同程度的增加。

3 讨论

3.1 热带森林次生林生物量恢复动态变化

本研究结果表明热带次生林的生物量恢复率随恢复时间的增加不断增加,但恢复速率具有先增加再逐渐变慢的趋势,最终可能会稳定在一定水平。热带次生林结构能够在恢复20~30年内具有类似老龄林的一些特征,如树种丰富度,但其生物量和碳储量则可能要经历数十年,甚至更长时间才能恢复至原始林水平,这与其他热带地区的研究结果类似^[22-24]。人为干扰破坏后的森林难以在短时间内自然恢复至原始林状态,因此应提高对热带原始森林保护的关注度,适当采取人为干预促进次生林恢复。另一方面,热带次生林生物量恢复率的变化符合根据树木生物量的积累特征,即林木会从直径速生期逐渐转为树干材积速生期,到达成熟期后,生长发育开始减缓直至最后停止^[25]。由于在恢复初

期资源充足, 林木生长不受资源环境限制, 呈现快速增长, 而在恢复中期资源利用逐渐饱和, 种群竞争加剧, 导致增长速度下降, 因而恢复后期间关系日趋稳定, 生物量保持在一定水平, 逐渐形成稳定的顶极群落^[26]。

3.2 径级结构变化对森林生物量恢复的影响

热带次生林恢复过程中的径级与生物量分布相关关系结果表明, 林分生物量大小主要受群落中大径级林木的影响。热带次生林恢复过程中小径级林木株数虽然占比最大, 但其在林分总生物量中的占比却不断减小, 株数较少的大径级林木的生物量占比则不断增加。株数约为1%的大径级个体, 其地上生物量的占比可以高达28%, 这说明在森林恢复过程中大径级个体对林分生物量的贡献度不断增加, 最终占据主导地位。标度理论表明, 大直径树木通常是具有大树冠的高大林木, 占据了林分中小树木无法获得的树冠顶部的大部分生长空间^[27], 因为大径级的树木对林木基面积的贡献更大, 而林木基面积在很大程度上影响了生物量^[28]。这一结论在其他热带地区的研究中也得到了证实^[28-31]。

3.3 树种组成变化对森林生物量恢复的影响

对发生显著变化的主要科和代表性树种进行进一步研究, 结果发现隶属不同科的各种树种在恢复过程中动态变化存在差异。速生树种在次生林恢复初期占比较大, 慢生树种则在恢复过程中逐渐扩大其生物量占比, 最终占据优势, 即恢复演替过程中, 各恢复阶段树种组成结构存在动态的调整变化。而慢生树种在次生林恢复中, 对林分生物量存在显著影响, Finegan 等^[32]也发现了相似的变化规律。壳斗科在热带森林中各个演替阶段都有典型代表物种, 如慢生型的高大乔木树种盘壳栎就随着恢复进程增加, 生物量逐渐增加。这也导致了壳斗科树木在林分中的生物量占比不断增大。而速生型的黄桐、山苦楝等生长速度较快的树种在林分中的生物量占比大幅下降。这种现象可能是由于不同生长类型的树种为了能在竞争中获得生存所需资源而采取了不同的生长策略。慢生树种在幼苗幼树期一般具有耐荫性, 因此在演替早期不占优势, 成树期则逐步喜阳, 也是其在原始林群落中占据上层优势地位、产生更大生物量的主要原因。

4 结论

海南吊罗山和尖峰岭两大林区的部分样地固定

清查数据显示, 海南热带雨林次生林在受人为干扰后的自然恢复状态下, 次生林会向原始林方向发展, 生物量恢复速率在林分恢复初期较快, 恢复至50年左右时开始降低, 但生物量积累未达到原始林水平。次生林恢复过程树种组成和林分结构存在显著变化, 大径级林木和慢生树种在次生林恢复过程中的贡献不断增加, 最终占据主导地位。林分由早期少数占优势地位的阳性树种形成的群落向树种耐荫程度弱化、种类增加、结构稳定的顶极群落逐渐过渡。本研究结果对解释地上生物量及变化具有重要意义, 可以更好地帮助了解热带森林生物量和碳储量动态的多种生物学机制及其驱动因素, 为次生林保护、经营及管理提供参考依据。

致谢: 感谢热带雨林国家公园管理局尖峰岭分局、吊罗山分局在研究工作中给予的大力支持!

参考文献:

- [1] Johnson MO, Galbraith D, Gloor E, Deurwaerder HD, Baker TR. Variation in stem mortality rates determines patterns of aboveground biomass in Amazonian forests: implications for dynamic global vegetation models[J]. *Global Change Biol*, 2016, 22(12): 1-18.
- [2] Han YH, Luo Y, Reich PB, Searle EB, Biswas SR. Climate change-associated trends in net biomass change are age dependent in western boreal forests of Canada[J]. *Ecol Lett*, 2016, 19(9): 1150-1158.
- [3] Poorter L, Bongers F, Aide MT, Almeyda Zambrano AM, Balvanera P, et al. Biomass resilience of Neotropical secondary forests[J]. *Nature*, 2016, 530(7589): 211-214.
- [4] Houghton RA. Tropical deforestation and atmospheric carbon dioxide[J]. *Clim Change*, 1991, 19(1): 99-118.
- [5] Hall CAS, Tian H, Qi Y, Pontius G, Cornell JD. Modelling spatial and temporal patterns of tropical land use change[J]. *J Biogeogr*, 1995, 22(4): 753-757.
- [6] Melillo JM, Houghton RA, Kicklighter DW, McGuire AD. Tropical deforestation and the global carbon budget[J]. *Annu Rev Environ Resour*, 2003, 21(1): 293-310.
- [7] Lewis SL, Lopez-Gonzalez G, Sonke B, Affum-Baffoe K, Baker TR, et al. Increasing carbon storage in intact African tropical forests[J]. *Nature*, 2009, 457(7232): 1003-1006.
- [8] Chua SC, Ramage BS, Ngo KM, Potts MD, Lum SKY. Slow recovery of a secondary tropical forest in Southeast Asia[J]. *For Ecol Manag*, 2013, 308(7): 153-160.
- [9] Philipson CD, Cutler MEJ, Brodrick PG, Asner GP, Boyd DS. Active recovery accelerates the carbon recovery of human-modified tropical forests[J]. *Science*, 2020, 369(6505): 838-841.

- [10] Schall P, Schulze ED, Fischer M, Ayasse M, Ammer C. Relations between forest management, stand structure and productivity across different types of Central European forests[J]. *Basic Appl Ecol*, 2018, 32: 39–52.
- [11] Batterman S, Hedin L, van Breugel M, Ransijn J, Craven DJ, *et al.* Key role of symbiotic dinitrogen fixation in tropical forest secondary succession[J]. *Nature*, 2013, 502(7470): 224–227.
- [12] Levy-Varon JH, Batterman SA, Medvigy D, Xu X, Hall JS, *et al.* Tropical carbon sink accelerated by symbiotic dinitrogen fixation[J]. *Nat Commun*, 2019, 10(5637): 1–8.
- [13] Steege T, Pitman NCA, Phillips OL, Chave J, Sabatier D, *et al.* Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia[J]. *Nature*, 2006, 443(7110): 444–447.
- [14] Qie L, Lewis SL, Sullivan MJP, Lopez-Gonzalez G, Pic-kavance GC, *et al.* Long-term carbon sink in Borneo's forests halted by drought and vulnerable to edge effects[J]. *Nat Commun*, 2017, 8(1966): 1–11.
- [15] 周璋, 林明献, 李意德, 陈德祥, 骆土寿, 许涵. 海南岛尖峰岭林区近50年的热量因子变化特征[J]. *生态环境学报*, 2015, 24(4): 575–582.
Zhou Z, Lin MX, Li YD, Chen DX, Luo TS, Xu H. Change characteristics of the heat factors in tropical forests in Jian-fengling, Hainan Island during the past 50 years[J]. *Ecology and Environmnet*, 2015, 24(4): 575–582.
- [16] 李意德, 许涵, 陈德祥, 骆土寿, 莫锦华, 等. 从植物种群间联结性探讨生态种组与功能群划分——以尖峰岭热带低地雨林乔木层数据为例[J]. *林业科学*, 2007, 43(4): 9–16.
Li YD, Xu H, Chen DX, Luo TS, Mo JH, *et al.* Discussing on the ecological species groups and functional groups division based on the interspecific association: a case study on the arbor layer data in tropical lowland rain forest of Jianfenling, Hainan Island, China[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2007, 43(4): 9–16.
- [17] 陈德祥, 李意德, Liu HP, 许涵, 肖文发, 等. 尖峰岭热带山地雨林生物量及碳库动态[J]. *中国科学: 生命科学*, 2010, 40(7): 596–609.
- [18] 邵晓莉, 程毅康, 王茜茜, 王旭, 巫勇, 等. 海南岛热带云雾林地上生物量分布规律[J]. *生态学杂志*, 2018, 37(9): 2566–2572.
Shao XL, Cheng YK, Wang QQ, Wang X, Wu Y, *et al.* Distribution patterns of aboveground biomass of tropical cloud forests in Hainan Island[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2018, 37(9): 2566–2572.
- [19] 刘万德, 臧润国, 丁易. 海南岛霸王岭两种典型热带季雨林群落特征[J]. *生态学报*, 2009, 29(7): 3465–3476.
Liu WD, Zang RG, Ding Y. Community features of two types of typical tropical monsoon forests in Bawangling Nature Reserve, Hainan Island[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(7): 3465–3476.
- [20] 李意德. 海南岛热带山地雨林林分生物量估测方法比较分析[J]. *生态学报*, 1993, 13(4): 313–320.
Li YD. Comparative analysis of biomass estimation methods of tropical high-altitude stands in Hainan Island[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 1993, 13(4): 313–320.
- [21] 蒋有绪, 卢俊培. 中国海南岛尖峰岭热带林生态系统[M]. 北京: 科学出版社, 1991.
- [22] Guariguata MR, Ostertag R. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics[J]. *For Ecol Manag*, 2001, 148(1–3): 185–206.
- [23] Chazdon RL, Letcher SG, van Breugel M, Martínez-Ramos M, Bongers F, *et al.* Finegan B. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances[J]. *Phil Tran R Soc B*, 2007, 362(1478): 273–289.
- [24] Marín-Spiotta E, Silver WL, Ostertag R. Long-term patterns in tropical reforestation: plant community composition and aboveground biomass accumulation[J]. *Ecol Appl*, 2007, 17(3): 828–839.
- [25] 孙儒泳, 李庆芬, 牛翠娟, 娄安如. 基础生态学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2002: 144.
- [26] Chapin FS, Matson PA, Vitousek PM. Principles of terrestrial ecosystem ecology[M]//The Ecosystem Concept. Germany: Springer, 2012: 10.
- [27] Lutz JA, Furniss TJ, Johnson DJ, Davies SJ, Allen D, *et al.* Global importance of large-diameter trees[J]. *Glob Ecol Biogeogr*, 2018, 27: 849–864.
- [28] Paquette A, Messier C. The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests[J]. *Glob Ecol Biogeogr*, 2011, 20(1): 170–180.
- [29] Clark DB, Clark DA. Abundance, growth and mortality of very large trees in neotropical lowland rain forest[J]. *For Ecol Manage*, 1996, 80(2): 235–244.
- [30] Kirby KR, Potvin C. Variation in carbon storage among tree species: implications for the management of a small-scale carbon sink project[J]. *For Ecol Manag*, 2007, 246(2): 208–221.
- [31] Stephenson NL, Das AJ, Condit R, Russo SE, Baker PJ, *et al.* Rate of tree carbon accumulation increases continuously with tree size[J]. *Nature*, 2014, 507(7490): 90–93.
- [32] Finegan B, Pena-Claros M, De Oliveira A, Ascarrunz N, Bret-Harte MS, *et al.* Does functional trait diversity predict above-ground biomass and productivity of tropical forests? Testing three alternative hypotheses[J]. *J Ecol*, 2015, 103(1): 191–201.