文章编号:1001-1498(2016)04-0480-07

抚育措施对热带天然次生林群落结构与物种多样性的影响

丁 易[1,2], 路兴慧[1,2], 臧润国[1,2*], 黄继红[1,2],
杨秀森[3], 周亚东[4], 黄 勇[3], 冯业洲[3]

(1. 国家林业局森林生态环境重点实验室,中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所,北京 100091;2. 南京林业大学南方现代林业协同创新中心,江苏 南京 210037;. 3. 海南省霸王岭林业局,海南 昌江 572721; 4. 海南大学农学院,海南 海口 570228)

摘要:[**目的**]通过对海南霸王岭林区的热带天然次生林抚育技术试验,了解抚育对次生林群落组成和结构的影响。[**方法**]通过对30个热带天然次生中龄林(60年)固定样地(50 m×50 m)进行抚育前后的森林调查数据,利用配对 t 检验、非维度多尺度标定(NMS)和指示种分析等统计方法,比较个体数量、物种多样性、群落物种组成、指示种、优势种和群落径级结构在抚育后的变化特征。[**结果**]表明:经过抚育后群落上层物种(胸径≥5 cm)和下层(1 cm≤胸径<5 cm)个体密度显著减少了24.9%和59.9%,胸高断面积显著减少了13.1%和54.9%。抚育前后上层和下层树木径级分布结构均没发生显著变化,但呈随径级增加抚育比例减小的趋势。与抚育前的群落物种相比,抚育后的次生林上层和下层的物种组成无显著变化,上层树木物种密度减少了15.1%,但物种丰富度(排除密度效应后的物种密度)和香农指数无显著变化。抚育对下层树木的影响更加显著,其中,物种密度、物种丰富度、香农指数显著减少了40.3%、15.1%和11.1%。经过抚育后,上层指示种多度平均减少了85.6%,优势种多度平均减少了6.4%;下层指示种多度平均减少了85.9%,而优势种多度平均减少了35.1%。[**结论**]通过中幼林综合抚育措施,热带低地雨林次生林中短寿命先锋种数量显著减少,降低了抚育后先锋种对保留目的种的竞争强度,从而为加快热带次生林的生态功能恢复和实施森林经营管理奠定了重要基础。

关键词:群落结构;干扰;森林恢复;优势种;演替

中图分类号:S718.54 **文献标识码:**A

Effects of Tending on the Community Structure and Species Diversity of a Tropical Natural Secondary Forest

DING Yi[1,2], *LU Xing-hui*[1,2], *ZANG Run-guo*[1,2], *HUANG Ji-hong*[1,2], *YANG Xiu-sen*[3],
ZHOU Ya-dong[4], *HUANG Yong*[3], *FENG Ye-zhou*[3]

(1. Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, Key Laboratory of Forest Ecology and Environment of the State Forestry Administration, Beijing 100091; 2. Co-Innovation Center for Sustainable Forestry in Sounthern China, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, Jiangsu, China; 3. Bawangling Forestry Bureau of Hainan Province, Changjiang 572721, Hainan, China; 4. College of Agriculture, Hainan University, Haikou 570228, Hainan, China)

Abstract:[**Objective**]To determine the effects of forest tending on the community combination and structure of secondary forest by tending trial on a tropical natural secondary forest in Bawangling forest region, Hainan Island. [**Method**] Based the forest survey data on 30 permanent plots (50 m×50 m) of 60-year-old tropical secondary forest before and after tending, the variations in stem density, species diversity, community composition, indicator

收稿日期: 2015-04-20
基金项目: 国家"十二·五"科技支撑计划项目(2012BAD22B0103)
作者简介: 丁 易(1978—),男,湖北人,博士,副研究员,主要从事森林植被恢复、生物多样性保护研究.
* 通讯作者.

species, dominate species and stem diameter class structure were compared by using pairs t-test, non-metric multidimensional scaling, and indicator species analysis. [**Result**] The results showed that the stem density in overstory (dbh≥5 cm) and understory (1 cm≤dbh<5 cm) reduced by 24.9% and 59.9%, and the basal area decreased by 13.1% and 54.9% after tending. The stem size distribution structure was not significantly changed after tending, but showed a tendency as tending proportion reduced with stem diameter increased. Both the community species compositions in overstory and understory did not significantly change after tending. The overstory tree species density decreased by 15.1%, but the species richness (species density after excluding stem density effect) and Shannon diversity index did not change significantly. The effect of tending on understory trees was more significant and the species density, species richness, Shannon diversity index significantly reduced by 40.3%, 15.1% and 11.1%. The abundances of indicator species and dominant species of overstory trees respectively reduced by 85.6 and 6.4% in average. For the understory species, the abundance of indicator species and dominant species respectively decreased by 85.9% and 35.1% in average. [**Conclusion**] After tending, the number of short-lived pioneer species were significantly reduced. This effect consequently decreased the competition intensity from pioneer species and proved important foundation for accelerating ecosystem functioning recovery of tropical secondary forest and conducting forest management.

Keywords: community structure; disturbance; forest recovery; dominant species; succession

随着热带地区原始林或老龄林面积的不断减少,次生林已成为当前热带地区面积最大的森林类型。对于干扰强度过大的次生林,先锋种的大量存在严重影响了中后期演替树种的生长,在一定条件下,早期定居的先锋种甚至能够改变次生林的演替方向[1]。先锋种通常具有高的资源利用效率,并且具备一系列适应干旱、扩散和更新的性状[2],同时先锋树种通过萌生方式进一步扩展个体的林冠生长空间[3],其冠层生长缓慢、群落个体密度高,使得次生林在一个较长时期内以演替先锋种为优势;而那些演替后期种由于先锋种的竞争和林下光照环境难以在次生林中生长和存活,因此,次生林处于近似偏途顶级状态。演替后期种的定居和生长对于次生林的恢复和生态功能的发挥具有极重要的意义,因此,在生态恢复过程中,必须考虑如何通过人为辅助措施加速次生林的恢复过程,提高整个森林质量[4]。

森林抚育是森林经营的重要内容,通过森林抚育不仅能显著提高群落生长速度,改善森林结构,增加森林碳汇能力,而且可以有效增强森林健康,提高林木抵抗自然灾害的能力[5]。目前,对抚育的研究主要集中在人工林[6]或物种组成比较简单的北方森林[7-10],对于物种组成更为丰富的南方天然林研究较少。为提高森林的生态系统服务功能,转变森林增长方式,国家天然林保护工程二期加大对森林抚育的投入力度,把提升森林质量放在更加突出的位置。由于我国森林类型多样,南北森林在组成和结构上均存在较大差异,中幼龄林抚育工程在实施过程中遇到了一系列问题,如何具体对物种组成复杂的热带林进行抚育?如何在抚育过程中进行生态功能关键种的保育?针对以上问题,在海南岛典型林区——海南霸王岭林区开展了森林抚育与生态功能关键种野外保育试验[11],通过对已建立标准样地的抚育间伐,分析热带次生林抚育后群落结构变化特征,为进一步制定符合热带地区特点的森林抚育技术标准提供理论指导。

1　研究区概况

研究区域位于海南省西南部昌江县和白沙县境内的霸王岭林区(18°53′～19°20′N,108°58′～109°53′E),总面积 7.1 万 hm^2,地形复杂,以山地为主。该地区属热带季风气候,干湿季明显,5—10 月为雨季、11 月至次年 4 月为旱季。低地雨林主要分布区(海拔约 600 m)年均气温 22.5℃,年降水量 2 553 mm(2007—2008 年平均数据)。土壤以砖红壤为代表类型,随海拔的增加逐渐过渡为山地红壤、山地黄壤和山地草甸土。低地雨林、山地雨林、山地常绿林和高山矮林为其地带性优势植被类型。低海拔地区是低地雨林的主要分布区,也是该地区少数民族刀耕火种生产方式的主要对象[12]。由于刀耕火种通常持续多个轮回,而且该地区也存在明显的旱季和雨季,因此,其干扰强度和频度远高于森林采伐,因而,其恢复过程十分缓慢,并且存在一个较长的恢复

停滞期[12]。

2 研究方法

2.1 试验样地设置

为长期分析抚育间伐对热带次生林群落结构和生态系统功能的影响,2012 年在海南省霸王岭林区建立了森林抚育野外试验基地。该基地位于该地区的五里桥热带低地雨林分布区,由 60 个面积为 0.25 hm^2(50 m × 50 m)的固定样地组成。固定样地为上世纪 50 年代期间,热带低地雨林经过刀耕火种后自然恢复的次生林(年龄约 60 年)。样地使用全站仪完成样桩的设置,每个样地分为 4 个 25 m × 25 m 样方,用于调查所有胸径≥5 cm 的木本植物(即上层)。然后,随机选取 1 个 25 m×25 m 样方,在靠近样方中心角设置 1 个 10 m×10 m 小样方,用于调查次生林中 1 cm≤胸径 < 5 cm 的个体(即下层)。植物调查在抚育工作之前全部完成。在 2013 年的抚育试验过程中,记录被抚育树木个体的铝牌编号。

2.2 抚育方法

按照拟定的森林抚育方案,对 30 个样地进行抚育处理。抚育样方按照样方编号顺序确定,即对所有偶数编号的样地进行抚育。抚育前先将样地内所有树种依照演替阶段、需光特性、功能性状、木材价值等多个因素划分为目的物种、辅助物种和清除物种 3 类。目的物种主要包括国家和省级保护植物、热带低地雨林老龄林优势树种、具有重要经济价值或其它特殊价值的物种[13]。清除树种主要包括无商品价值的藤本、灌木、短寿命先锋种(主要指早期演替过程中占据优势的先锋树种,通常寿命较短,如银柴、黄牛木、海南杨桐等)、小乔木、病腐木等。辅助树种则是目的树种和清除树种之外的其它物种,主要包括长寿命先锋种(主要指演替中后期在群落中占据优势的树种,如荷木、黄杞等)。抚育通常包括除伐和解放伐,除伐主要针对目的树种较多且群落密度较大的森林,砍伐清除名录中的所有植物,保留目的物种及辅助物种。解放伐适用于目的树种较少的混交林,保留生长健壮、干型良好的目的物种,砍伐处于目的物种附近且影响其生长的植物。本示范基地次生林为 60 年的中林龄,因此,采用综合抚育伐进行抚育,即将除伐、解放伐和林隙补植演替中后期生态关键种结合的方法。为减少对上层的干扰,抚育只针对胸径≤20 cm 的个体,而超过该径级的树木全部保留。

2.3 数据分析

物种多样性数据以每个样地(0.25 hm^2)为重复样本,利用配对 t 检验比较抚育前后样地物种的个体数、胸高断面积、物种密度、物种丰富度、Shannon-Weiner 指数变化情况。物种密度为每个样地的物种数量。森林群落中个体数的差异会对物种数量产生影响,因此,本文计算个体稀疏后的物种数量,即物种丰富度[14]。根据每个样地中上层和下层的树木个体数量,分别选择 300 和 40 个个体作为上层和更新物种丰富度的稀疏个体基数。物种多样性各项参数利用 R 软件[15]中“vegan”包中的 diversity、rarefy 函数计算。物种多样性数据做 t 检验前进行数据正态分布检验,不满足正态分布的数据进行对数转换[16]。样地抚育前后的物种组成变化利用“vegan”包中的 adonis 函数进行方差分析。利用 metaMDS 函数进一步通过非度量多维标定(NMS)排序图反映抚育前后各个样地基于多度的物种组成变化趋势,样方距离矩阵采用“chao”系数进行计算。利用指示种分析(ISA)[17]比较抚育前后物种多度变化。某些出现或不出现可表示某种特定生境、群落、环境因子或环境条件的物种被称为指示种。指示种分析综合了物种多度和物种在某个位置的忠实度,能够反映物种对不同生境或群落的偏好程度。在计算每个物种的指示值(IV)之后,通过 Monte Carlo 方法随机 1 000次运算后检验每个物种最高 IV 的显著性。指示种利用“labdsv”包中的 indval 函数获得。为进一步揭示抚育过程对优势种的影响,本文规定上层中个体数量超过 500 和下层总个体数量超过 100 的树种为优势种。以上所有分析在 R 软件[15]的 3.0.2 版本中完成,显著度设为 $P < 0.05$。植物学名参考《中国植物志》。

3 结果与分析

3.1 群落因子与径级结构

图 1 表明:抚育显著减少了上层和下层树木的个体密度和胸高断面积;抚育后,上层树木个体密度和胸高断面积分别减少了 24.9% ($P < 0.001$) 和 13.1% ($P = 0.016$);抚育对下层树木的影响更显著,其中,个体密度和胸高断面积显著减少了59.9% ($P < 0.001$) 和 54.9% ($P < 0.001$)。图 2 表明:抚育前后上层($\chi^2 = 210$, $P = 0.234$) 和下层($\chi^2 = 56$, $P = 0.229$) 树木个体径级分布结构均没发生显著变化;抚育前后上层($R^2 = 0.99$, $P < 0.000\ 1$) 和下层

($R^2=0.99$,$P<0.000\ 1$)不同径级内个体数量均存在显著的线性相关,且呈随着径级增加抚育比例减小的趋势。

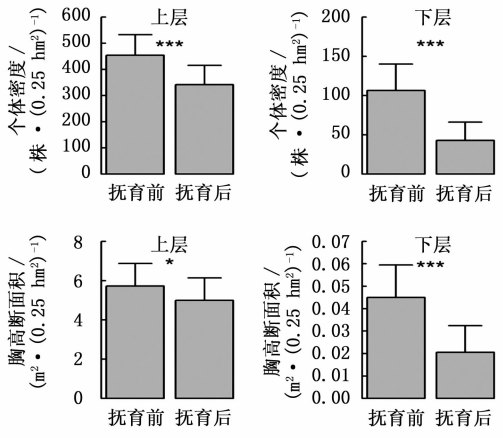


图 1　抚育前后次生林上层和下层中树种个体密度、胸高断面积

(*表示 $P<0.05$;***表示 $P<0.001$)

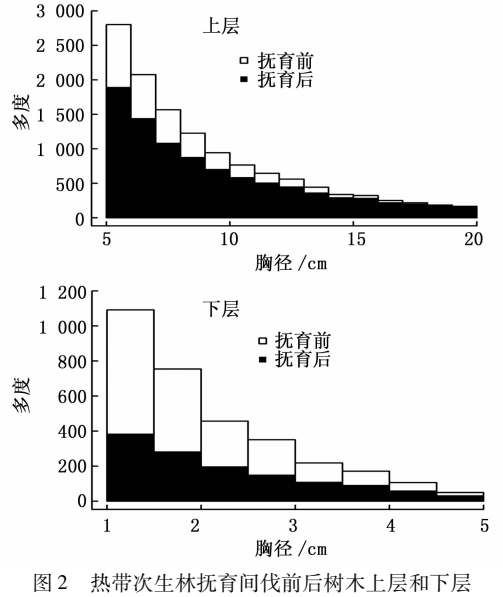


图 2　热带次生林抚育间伐前后树木上层和下层径级分布结构变化

3.2　群落物种组成和物种多样性

与抚育前群落物种相比,抚育后次生林上层($P<0.05$)和下层($P<0.01$)的物种组成发生了显著变化。NMS 排序结果进一步显示出抚育前后样地物种组成的变化趋势,图 3 表明:经过抚育后,多数样地上层的物种组成向 NMS 坐标轴的右上方变化;下层的物种组成主要向 NMS 坐标轴的右上方、右方和右下方变化,而且物种组成的变化程度高于上层。图 4 表明:抚育对上层物种的多样性影响相对较小;抚育后,上层树木物种密度减少了 15.1%($P=0.009$),但物种丰富度($P=0.221$)、物种多样性($P=0.221$)无显著变化;抚育对下层树木的影响更显著,其中,物种密度、物种丰富度、物种多样性显著减少了 40.3%($P<0.001$)、15.1%($P<0.001$)和 11.1%($P<0.001$)。

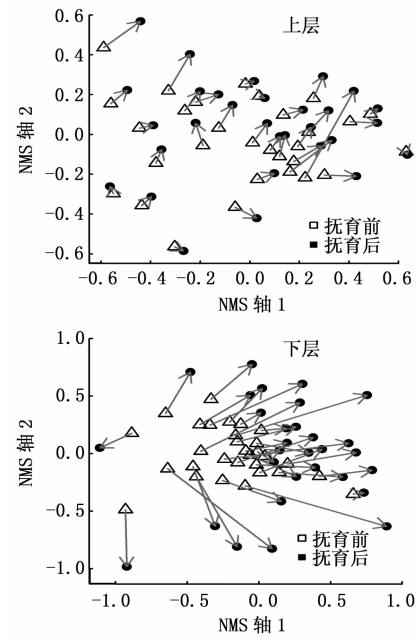
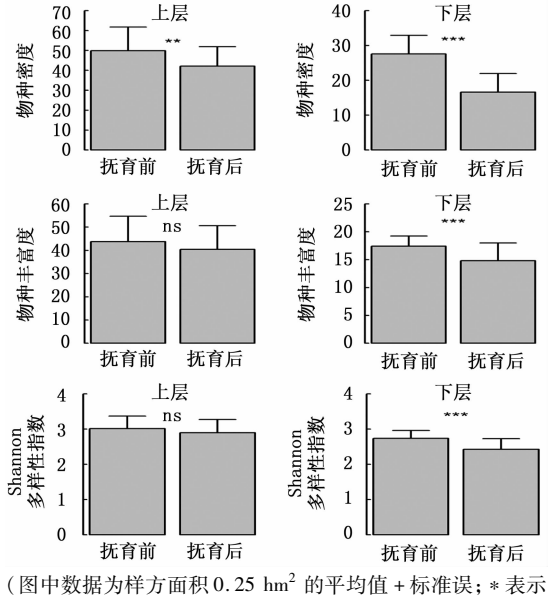


图 3　抚育前后次生林上层和下层树种组成非度量多维标定(NMS)排序图



(图中数据为样方面积 0.25 hm^2 的平均值+标准误;*表示 $P<0.05$;**表示 $P<0.01$;***表示 $P<0.001$;ns 表示 $P>0.05$)

图 4　抚育前后次生林上层和下层中物种密度、物种丰富度、Shannon 多样性指数

3.3　指示种和优势种

表 1 表明:上层 17 个树种为指示种,抚育结束后个体数量平均减少了 85.6%(52.6%～100%);除指示种烟斗柯外,其它 7 个优势种(岭南山竹子、芳槁润楠、黄杞、米槠、丛花山矾、木荷、红鳞蒲桃)经

过抚育后个体数量平均减少6.4%(1.5%～22.7%)。表2表明:下层19个树种为抚育前的指示种,抚育使其个体数量平均减少了85.9%(60.6%～100%);下层优势种中,除4个指示种(罗伞、九节、烟斗柯、丛花山矾)外,其他4个优势种(红鳞蒲桃、芳槁润楠、乌桕、岭南山竹子)的个体数量平均减少了35.1%,但物种间的比例差异较大。芳槁润楠、乌桕和岭南山竹子的个体数量平均减少13.5%,而红鳞蒲桃个体数量则减少了100%。

表1 样地抚育前后上层优势种(样地总个体数量超过500)和指示种(*P*值黑体)多度

物种	科	指示值	*P*值	多度	
				抚育前	抚育后
烟斗柯(*Lithocarpus corneus* (Lour.) Rehd.)	壳斗科(Fagaceae)	0.913 1	**0.001**	1 586	151
岭南山竹子(*Garcinia oblongifolia* Champ. ex Benth.)	藤黄科(Guttiferae)	0.506 4	0.857	1 221	1 190
芳槁润楠(*Machilus suaveolens* S. Lee)	樟科(Lauraceae)	0.510 7	0.762	1 005	963
黄杞(*Engelhardia roxburghiana* Wall.)	胡桃科(Juglandaceae)	0.505 5	0.927	958	937
米槠(*Castanopsis carlesii* (Hemsl.) Hay.)	壳斗科(Fagaceae)	0.477 4	0.899	938	896
丛花山矾(*Symplocos poilanei* Guill.)	山矾科(Symplocaceae)	0.564 1	0.150	726	561
木荷(*Schima superba* Gardn. et Champ.)	茶科(Theaceae)	0.449 2	0.893	624	580
红鳞蒲桃(*Syzygium hancei* Merr. et Perry)	桃金娘科(Myrtaceae)	0.503 7	0.948	613	604
胡颓叶柯(*Lithocarpus elaeagnifolius* (Seem.) Chun)	壳斗科(Fagacea)	0.677 6	**0.002**	354	151
黄牛木(*Cratoxylum cochinchinense* (Lour.) Bl.)	藤黄科(Guttiferae)	0.643 8	**0.001**	151	21
买麻藤(*Gnetum montanum* Markgraf) *	买麻藤科(Gnetaceae)	0.705 6	**0.001**	127	11
两粤檀(*Dalbergia benthami* Prain) *	豆科(Fabaceae)	0.743 6	**0.001**	116	14
柃叶山矾(*Symplocos euryoides* Hand.-Mazz.)	山矾科(Symplocaceae)	0.633 3	**0.005**	114	54
九节(*Psychotria rubra* (Lour.) Poir.)	茜草科(Rubiaceae)	0.688 3	**0.001**	79	9
银柴(*Aporusa dioica* (Roxb.) Muell. Arg.)	大戟科(Euphorbiaceae)	0.619 7	**0.001**	54	7
子楝树(*Decaspermum gracilentum* (Hance) Merr. et Perry)	楝科(Meliaceae))	0.298 2	**0.037**	51	6
细叶谷木(*Memecylon scutellatum* (Lour.) Hook. et Arn.)	野牡丹科(Melastomataceae)	0.379 8	**0.010**	35	8
长柄瓜馥木(*Fissistigma oldhamii* (Hemsl.) Merr.) *	番荔枝科(Annonaceae)	0.287 0	**0.006**	22	1
毛苍(*Melastoma sanguineum* Sims)	野牡丹科(Melastomataceae)	0.366 7	**0.001**	18	0
白沙黄檀(*Dalbergia peishaensis* Chun et T. Chen) *	豆科(Fabaceae)	0.311 7	**0.018**	17	3
钩枝藤(*Ancistrocladus tectorius* (Lour.) Merr.) *	钩枝藤科(Ancistrocladaceae)	0.252 6	**0.020**	16	3
眼镜豆(*Entada phaseoloides* (L.) Merr.) *	豆科(Fabaceae)	0.212 1	**0.035**	10	1
光叶紫玉盘(*Uvaria boniana* Finet et Gagnep.)	番荔枝科(Annonaceae)	0.233 3	**0.010**	9	0
琼岛染木树(*Saprosma merrillii* Lo)	茜草科(Rubiaceae)	0.166 7	**0.047**	8	0

注:表中*P*值列数字黑体表示该物种为指示种,*为木质藤本(层间植物),下同。

4 讨论

经营措施对次生林的发展方向产生深远的影响,因此,积极开展该领域的基础理论及应用研究具有重要的现实意义。抚育主要是通过积极的人为调控措施,一方面加速树木更新速度,另一方面提高后期种比例,从而加速次生林的恢复速度,实现森林资源的快速增长和生态系统功能的快速恢复[6]。通过对海南省霸王岭林区内热带次生林的抚育试验研究表明,综合抚育法实施后,群落物种组成发生了显著变化,但对上层物种多样性和群落结构的改变较小。因此,该抚育措施一方面在保持群落现有的物种多样性的基础上优化了群落结构,提高了次生林的恢复力;另一方面为目的树种和部分保留树种提供了更优的生长空间,而且为今后生态功能关键种幼苗及人工补植幼苗的生长创造了条件。

通过本研究发现:抚育前后树种变化明显的均为短寿命的演替先锋乔木树种(如烟斗柯、胡颓叶柯、黄牛木)和分布极广的木质藤本(买麻藤、两粤檀)及灌木(如九节、罗伞树),这些树种在抚育前均为次生林中上层和下层的优势种,因此,保持了良好的自然更新态势。那些长寿命的先锋种能够长期在次生林中生长,压缩了耐阴种在次生林中的生态位和生长空间,造成已经建立的耐阴种生长缓慢,难以进入上层。抚育后这些树种的多度显著减小,因此,抚育过程达到了清除演替先锋种的预期效果。

由于根系的分层分布,影响幼苗生长的表层土壤层主要受到小径级个体根系的影响,这些树木通过地上竞争(如光照)和地下竞争(如水分和养分)对幼苗的生长和存活产生不利影响[18-19]。与上层的结构改变相比,下层的结构变化更明显。这些大量减少的小径级个体符合森林抚育的目标,为实现

表 2　样地抚育前后下层优势种(样地总个体数量超过 100)和指示种(*P* 值黑体)多度

物种	科	指示值	*P* 值	多度	
				抚育前	抚育后
罗伞树(*Ardisia quinquegona* Blume)	紫金牛科(Myrsinaceae)	0.889 3	**0.001**	566	28
九节(*Psychotria rubra* (Lour.) Poir.)	茜草科(Rubiaceae)	0.900 3	**0.001**	312	23
红鳞蒲桃(*Syzygium hancei* Merr. et Perry)	桃金娘科(Myrtaceae)	0.448 8	0.837	189	0
烟斗柯(*Lithocarpus corneus* (Lour.) Rehd.)	壳斗科(Fagaceae)	0.731 9	**0.001**	172	16
芳槁润楠(*Machilus suaveolens* S. Lee)	樟科(Lauraceae)	0.443 9	0.622	163	143
乌柿(*Diospyros cathayensis* Steward)	柿科(Ebenaceae)	0.477 1	0.764	141	125
岭南山竹子(*Garcinia oblongifolia* Champ. ex Benth.)	藤黄科(Guttiferae)	0.455 2	0.536	124	103
丛花山矾(*Symplocos poilanei* Guill.)	山矾科(Symplocaceae)	0.597 7	**0.001**	104	41
锡叶藤(*Tetracera asiatica* (Lour.) Hoogland) *	五桠果科(Dilleniaceae)	0.595 4	**0.001**	74	13
胡颓叶柯(*Lithocarpus elaeagnifolius* (Seem.) Chun)	壳斗科(Fagacea)	0.520 2	**0.005**	69	15
琼岛染木树(*Saprosma merrillii* Lo)	茜草科(Rubiaceae)	0.426 2	**0.005**	52	9
子楝树(*Decaspermum gracilentum* (Hance) Merr. et Perry)	楝科(Meliaceae))	0.384 6	**0.036**	50	15
羽脉山麻杆(*Alchornea rugosa* (Lour.) Muell. Arg.)	大戟科(Euphorbiaceae)	0.286 4	**0.008**	42	2
猪肚木(*Canthium horridum* Bl. Bijdr.)	茜草科(Rubiaceae)	0.564 5	**0.002**	41	5
光叶巴豆(*Croton laevigatus* Vahl)	大戟科(Euphorbiaceae)	0.326 5	**0.032**	40	9
四蕊三角瓣花(*Prismatomeris tetrandra* (Roxb.) K. Schum.)	茜草科(Rubiaceae)	0.416 7	**0.003**	35	7
买麻藤(*Gnetum montanum* Markgraf) *	买麻藤科(Gnetaceae)	0.440 0	**0.002**	33	2
柃叶山矾(*Symplocos euryoides* Hand.)	山矾科(Symplocaceae)	0.339 6	**0.025**	29	8
细叶谷木(*Memecylon scutellatum* (Lour.) Hook. et Arn.)	野牡丹科 Melastomataceae)	0.272 7	**0.009**	20	2
海南龙船花(*Ixora hainanensis* Merr.)	茜草科(Rubiaceae)	0.283 3	**0.015**	17	3
山石榴(*Catunaregam spinosa* (Thunb.) Tirveng.)	茜草科(Rubiaceae)	0.200 0	**0.027**	12	0
假鹰爪(*Desmos chinensis* Lour.) *	番荔枝科(Annonaceae)	0.200 0	**0.023**	9	0
喙果黑面神(*Breynia rostrata* Merr.)	大戟科(Euphorbiaceae)	0.233 3	**0.015**	7	0

目的树种幼苗快速生长提供了必要条件;然而,热带树木通常具有极强的萌生能力[20],先锋种则具有更强的萌生能力[21]。为提高抚育效果,抚育结束后一段时期内,需要每年对已经抚育完成的次生林进行清理,防止过多的萌生个体影响目的树种的生长。

抚育过程中,保留了大量的热带低地雨林次生林中的长寿命先锋种,如岭南山竹子、芳槁润楠、黄杞、米槠等,这些树种虽然不属于该地区低地雨林老龄林中的优势种,但在演替过程中扮演重要作用。次生林试验样地内,代表低地雨林老龄林优势种的青梅、野荔枝、盘壳栎、油楠、银珠等树种还存在非常明显的更新限制,这些老龄林树种对于热带低地雨林的生态系统功能维持具有极为重要的作用[22]。由于次生林周围景观格局的变化,老龄林种源库中演替后期种扩散到次生林中的数量和种类也大量减少,但这些耐阴种进入次生林还存在以下几个方面的限制:(1)在热带地区,由于景观尺度上的空间格局变化,许多干扰后的次生林周围并不存在老龄林[23],因此,老龄林物种难以通过自然过程(动物、风、自体、水)在次生林中天然更新[24];(2)由于干扰后的次生林通常面临水分和高温胁迫,次生林中的立地环境并不适宜耐阴种的建立和生长[25]。另外,次生林中也存在较高的种子啃食比例[26],从而导致演替后期种的更新困难;(3)热带地区的耐阴种通常在幼苗和小树阶段需要一定的遮阴,但随后却需要一定的光照条件来完成高生长[27]。增加群落中演替后期种的数量不仅是提高森林物种多样性的重要途径之一,同时也是增加森林生态系统功能的重要技术措施之一[28-30]。随着这些生态功能关键种的建立和生长,热带次生林群落恢复的方向将逐步接近地带性植被群落组成和结构,进而提高次生林的恢复速度,从而在生物多样性保育方面发挥更大的作用[31]。

5　结论

通过海南岛霸王岭林区开展的抚育试验表明,热带天然次生林的群落结构和物种多样性在抚育前后发生显著改变。通过本次抚育实践,群落上层和下层个体密度和胸高断面积显著减少,抚育降低了下层树种的物种多样性,但对上层树种的物种多样性没有显著影响。抚育主要减少了热带低地雨林次生林中短寿命先锋种的数量,这种变化将对次生林中不同功能类群的竞争关系和演替动态发生深刻影响;因而,抚育降低了次生林中的树木竞争强度,优化了群落结构,为次生林抚育后保留的目标树种和

辅助树种的生长创造了更加有利的环境,同时也保护了热带次生林现有的物种多样性。本研究同时也发现,次生林中热带低地雨林老龄林树种严重匮乏,因而建议在抚育结束后的次生林中,特别是那些缺乏低地雨林老龄林优势种的斑块中,通过人工补植幼苗来提高次生林中具备重要生态功能树种的比例,从而为热带次生林的生态功能恢复、森林经营和管理奠定坚实的基础。

参考文献:

[1] Brown K A, Gurevitch J. Long-term impacts of logging on forest diversity in Madagascar[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2004, 101(16): 6045 – 6049.

[2] Ding Y, Zang R, Letcher S G, *et al*. Disturbance regime changes the trait distribution, phylogenetic structure and community assembly of tropical rain forests[J]. Oikos, 2012, 121(8): 1263 – 1270.

[3] Letcher S G, Chazdon R L. Rapid recovery of biomass, species richness, and species composition in a secondary forest chronosequence in northeastern Costa Rica[J]. Biotropica, 2009, 41(5): 608 – 617.

[4] Pichancourt J B, Firn J, Chadès I, *et al*. Growing biodiverse carbon-rich forests[J]. Global Change Biology, 2014, 20(2): 382 – 393.

[5] 刘世荣,代力民,温远光,等. 面向生态系统服务的森林生态系统经营:现状、挑战与展望[J]. 生态学报, 2015, 35(1): 1 – 9.

[6] 明安刚,张治军,谌红辉,等. 抚育间伐对马尾松人工林生物量与碳贮量的影响[J]. 林业科学, 2013, 49(10): 1 – 6.

[7] 尤文忠,赵 刚,张 慧,等. 抚育间伐对蒙古栎次生林生长的影响[J]. 生态学报, 2015, 35(1): 56 – 64.

[8] 雷相东,陆元昌,张会儒,等. 抚育间伐对落叶松云冷杉混交林的影响[J]. 林业科学, 2005, 41(4): 78 – 85.

[9] 冉 然,张文辉,何景峰,等. 间伐强度对秦岭南坡栓皮栎天然林种群更新的影响[J]. 应用生态学报, 2014, 25(3): 695 – 701.

[10] 周建云,李 荣,何景峰,等. 近自然经营对辽东栎林优势乔木更新的影响[J]. 林业科学, 2013, 49(8): 15 – 20.

[11] 路兴慧,臧润国,丁 易,等. 抚育措施对热带次生林群落植物功能性状和功能多样性的影响[J]. 生物多样性, 2015, 23(1): 79 – 88.

[12] 丁 易,臧润国. 采伐方式对海南岛霸王岭热带山地雨林恢复的影响[J]. 林业科学, 2011, 47(11): 1 – 5.

[13] 广东省林业科学研究所. 海南主要经济树木[M]. 北京: 农业出版社, 1964.

[14] Chazdon R, Letcher S, van Breugel M, *et al*. Rates of change in tree communities of secondary neotropical forests following major disturbances[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 2007, 362(1478): 273 – 289.

[15] R Core Team, R: A language and environment for statistical computing[R]. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2015.

[16] Crawley M J. The R Book (2nd Edition) [M]. Chichester, UK: John Wiley & Sons Ltd, 2013.

[17] Dufrene M, Legendre P. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach[J]. Ecological Monographs, 1997, 67(3): 345 – 366.

[18] Coomes D A, Grubb P J. Impacts of root competition in forests and woodlands: a theoretical framework and review of experiments[J]. Ecological Monographs, 2000, 70(2): 171 – 207.

[19] Tanner E V J, Barberis I M. Trenching increased growth, and irrigation increased survival of tree seedlings in the understorey of a semi-evergreen rain forest in Panama[J]. Journal of Tropical Ecology, 2007, 23(3): 257 – 268.

[20] Salk C F. Within-species leaf trait variation and ecological flexibility in resprouting tropical trees[J]. Journal of Tropical Ecology, 2012, 28(5): 527 – 530.

[21] Ding Y, Zang R-G. Community characteristics of early recovery vegetation on abandoned lands of shifting cultivation in Bawangling of Hainan Island, South China[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2005, 47(5): 530 – 538.

[22] Bu W, Zang R, Ding Y. Functional diversity increases with species diversity along successional gradient in a secondary tropical lowland rainforest[J]. Tropical Ecology, 2014, 55(3): 393 – 401.

[23] Chazdon R L. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances[J]. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 2003, 6: 51 – 71.

[24] Chazdon R L, Careaga S, Webb C, *et al*. Community and phylogenetic structure of reproductive traits of woody species in wet tropical forests[J]. Ecological Monographs, 2003, 73(3): 331 – 348.

[25] Lohbeck M, Poorter L, Lebrija-Trejos E, *et al*. Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest [J]. Ecology, 2013, 94(6): 1211 – 1216.

[26] Velho N, Isvaran K, Datta A. Rodent seed predation: effects on seed survival, recruitment, abundance, and dispersion of bird-dispersed tropical trees[J]. Oecologia, 2012, 169(4): 995 – 1004.

[27] Poorter L, Bongers F, Sterck F J, *et al*. Beyond the regeneration phase: differentiation of height-light trajectories among tropical tree species[J]. Journal of Ecology, 2005, 93(2): 256 – 267.

[28] Hector A, Philipson C, Saner P, *et al*. The Sabah Biodiversity Experiment: a long-term test of the role of tree diversity in restoring tropical forest structure and functioning[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 2011, 366: 3303 – 3315.

[29] Bruelheide H, Nadrowski K, Assmann T, *et al*. Designing forest biodiversity experiments: general considerations illustrated by a new large experiment in subtropical China[J]. Methods in Ecology and Evolution, 2014, 5(1): 74 – 89.

[30] Bentos T V, Nascimento H E M, Williamson G B. Tree seedling recruitment in Amazon secondary forest: Importance of topography and gap micro-site conditions [J]. Forest Ecology and Management, 2013, 287(1): 140 – 146.

[31] Chazdon R L, Peres C A, Dent D, *et al*. The potential for species conservation in tropical secondary forests[J]. Conservation Biology, 2009, 23(6): 1406 – 1417.

(责任编辑:徐玉秀)