



## 云南哀牢山退化常绿阔叶林乔木多样性和生物量的恢复

李雪楠, 杞金华, 徐志雄, 鲁志云, 范泽鑫, 栗忠飞, 张树斌

### 引用本文:

李雪楠,杞金华,徐志雄,鲁志云,范泽鑫,栗忠飞,张树斌. 云南哀牢山退化常绿阔叶林乔木多样性和生物量的恢复[J]. 热带亚热带植物学报, 2024, 32(4): 500–510.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4782>

---

### 您可能感兴趣的其他文章

#### Articles you may be interested in

#### [草海国家级自然保护区华山松群落特征及物种多样性研究](#)

热带亚热带植物学报. 2020, 28(1): 44–52 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4063>

#### [武夷山常绿阔叶林土壤微生物多样性的季节动态](#)

Seasonal Dynamics in Soil Microorganisms Diversity of Evergreen Broad-leaved Forest in Wuyi Mountains, Southeastern China

热带亚热带植物学报. 2017, 25(2): 115–126 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3656>

#### [广州市植物多样性现状调查与分析](#)

Investigation and Analysis of Plant Diversity in Guangzhou

热带亚热带植物学报. 2021, 29(3): 229–243 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4241>

#### [鼎湖山3种演替阶段森林土壤C、N、P现状及动态](#)

Status and Dynamic of Soil C, N and P of Three Forest Succession Gradient in Dinghushan

热带亚热带植物学报. 2017, 25(6): 523–530 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3748>

#### [冬季南亚热带森林演替中后期优势树种幼叶光保护策略](#)

Photoprotection Strategies in Young Leaves of Dominant Species in Mid- and Late-Successional Stages of Low Subtropical Forest in Winter

热带亚热带植物学报. 2021, 29(2): 171–179 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4264>

[向下翻页，浏览PDF全文](#)

# 云南哀牢山退化常绿阔叶林乔木多样性和生物量的恢复

李雪楠<sup>1,2</sup>, 杞金华<sup>2,3</sup>, 徐志雄<sup>2,3</sup>, 鲁志云<sup>2,3</sup>, 范泽鑫<sup>2,3</sup>, 栗忠飞<sup>1</sup>, 张树斌<sup>2\*</sup>

(1. 西南林业大学生态与环境学院, 昆明 650224; 2. 中国科学院热带森林生态学重点实验室, 云南 勐腊 666303; 3. 云南哀牢山森林生态系统国家野外科学观测研究站, 云南 景东 676200)

**摘要:** 为了探究退化森林的树种组成变化和生物量储量的恢复规律, 该研究选取云南哀牢山不同演替阶段的常绿阔叶林为对象, 比较了不同演替阶段森林群落结构、树种多样性和生物量变化。结果表明, 从演替早期到演替末期, 乔木的科数先减少后增多, 属数和种数则逐渐增加; Margalef 丰富度指数、Simpson 优势度指数、Shannon-Wiener 多样性指数和 Pielou 均匀度指数随演替进程均呈增加的趋势; 乔木生物量储量随演替进程逐渐升高, 演替早期和演替中期的生物量分别为演替末期生物量的 9.87% 和 65.98%; 群落水平的树种多样性指数与总生物量呈显著正相关关系 ( $P < 0.05$ )。树木的生长和树种多样性的提高是影响群落乔木生物量储量递增的因素, 且哀牢山处于湿冷的气候条件, 退化森林植被的恢复相对比较缓慢。

**关键词:** 哀牢山; 森林演替; 群落结构; 植物多样性; 生物量

doi: 10.11926/jtsb.4782

## Recovery of Tree Species Diversity and Biomass of Degraded Evergreen Broad-leaved Forest in Ailao Mountain, Yunnan Province, Southwest China

LI Xuenan<sup>1,2</sup>, QI Jinhua<sup>2,3</sup>, XU Zhixiong<sup>2,3</sup>, LU Zhiyun<sup>2,3</sup>, FAN Zexin<sup>2,3</sup>, LI Zhongfei<sup>1</sup>, ZHANG Shubin<sup>2\*</sup>

(1. School of Ecology and Environment, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China; 2. Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla 666303, Yunnan, China; 3. Ailaoshan Station for Subtropical Forest Ecosystem Studies, Chinese Academy of Sciences, Jingdong 676200, Yunnan, China)

**Abstract:** In order to investigate the changes in tree species composition and biomass storage of degraded forests, we selected the evergreen broad-leaved forests in Ailao Mountain, Yunnan Province, southwest China were selected as the objects, and the forest community structure, tree species diversity and biomass changes were compared at different succession stages. The results showed that the number of families of tree species decreased first and then increased from early successional stage (ES) to late successional stage (LS), while the numbers of genera and species gradually increased. Moreover, the Margalef richness index, Simpson dominance index, Shannon-Wiener diversity index, and Pielou evenness index all increased with succession process. The tree biomass showed an increasing trend, which at ES and middle successional stage (MS) were 9.87% and 65.98% of that at LS, respectively. Furthermore, the tree diversity index had significant positive correlation with the total biomass at plot level ( $P < 0.05$ ). Therefore, it was suggested that with the succession process, the growth of trees and the tree species diversity were the main factors affecting tree biomass storage, and the forest restoration in the

收稿日期: 2023-02-28

接受日期: 2023-05-22

基金项目: 国家自然科学基金项目(31600479); 云南省林业和草原局极小种群保护项目(2021SJ14X-13)资助

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 31600479), and the Program for Species Protection with Extremely Small Populations in Yunnan Forestry and Grassland Bureau (Grant No. 2021SJ14X-13).

作者简介: 李雪楠(1998年生), 女, 硕士研究生, 主要从事植物生态学研究。E-mail: li1118xn@163.com

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhangshubin@xtbg.ac.cn

Ailao Mountains was relatively slow because of moist and cold climate.

**Key words:** Ailao Mountain; Forest succession; Community structure; Plant diversity; Biomass

由于自然和人为的干扰, 森林变为牧场和农田, 我国的生态系统整体出现了严重的退化, 但也能通过次生演替自然再生<sup>[1-2]</sup>。森林群落演替是一个非常复杂的过程, 植物群落要经历一个从先锋阶段到顶极阶段的演替过程, 这个过程伴随群落特征的变化以及物种的替代现象, 这种动态变化反映了生态系统恢复过程中群落环境的变化和物种对这种变化的响应过程<sup>[3-4]</sup>。了解群落次生演替恢复过程中结构特征变化不仅有助于解释物种更替和群落的形成机制, 也可为退化生态系统的恢复、促进和利用提供依据。

研究表明, 随着森林演替进程和植被的恢复, 演替是向着较高的多样性和更稳定的方向发展, 因此群落达到顶级时的树种多样性最高<sup>[5-6]</sup>。但也有研究表明, 演替末期群落优势种逐渐明显, 群落树种多样性也会降低<sup>[7-9]</sup>。在演替过程中, 生物量的积累可能呈增加趋势, 演替末期达到一种动态平衡<sup>[10]</sup>。在群落水平上, 不同森林类型演替过程中, 树种多样性和生物量之间的关系则可能存在多种形式。生产力的动态与生物量变化相一致, 但发展速率是不均匀的<sup>[11]</sup>。在一定范围内, 随林龄增加, 森林生态系统碳储量、植被碳储量、碳汇潜力通常呈增加趋势<sup>[12-13]</sup>。

我国南部广泛分布着常绿阔叶林, 根据气候分为东、西两个亚区<sup>[14]</sup>。属于我国西部亚区的云南哀牢山自然保护区徐家坝地区的中山湿性常绿阔叶林是面积最大、相对保护完好的区域<sup>[15]</sup>。青藏高原、云南亚热带与热带在此交错, 形成过渡区, 不同区系的气候、地形、物种等在这里汇集, 产生了大量的特有之处, 使保护区有着极为丰富的生物多样性和复杂的植物区系地理格局<sup>[16]</sup>。而保护区的原生林曾经遭遇过人为开垦利用、火烧等不同程度的破坏, 后逐渐演替成为不同程度的次生林。

本文依托云南哀牢山森林生态系统国家野外科学观测研究站, 在该生态站的监测研究区内, 建立演替早期、演替中期和演替末期的群落样地, 开展不同演替阶段的群落结构、乔木多样性和生物量变化研究, 试图探讨以下3个问题: (1) 演替过程中物种的更替上有何变化规律? (2) 哀牢山不同演替阶段森林树种多样性和生物量是否存在差异? (3)

森林演替过程中生物量变化与群落结构和树种多样性存在怎样的关系? 研究结果将阐明亚热带次生林恢复过程中的树种多样性和生物量的变化规律, 为估算亚热带森林生态系统的碳收支提供科学数据; 同时, 研究结果也将对森林生态系统的保护具有重要意义, 并为退化生态系统的恢复与重建提供重要的实践指导。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究区概况

研究区域位于哀牢山国家级自然保护区, 地理位置为 24°32' N, 101°01' E, 海拔 2 450 m。该区年均降水量为 1 931.1 mm, 干、雨季分明, 雨季(5月—10月)降水量占 85%。年均气温 11.0 °C, 最热月(7月)气温为 15.3 °C, 最冷月(1月)气温为 5.0 °C。土壤类型为黄棕壤或山地棕壤, 呈弱酸性, 有机质含量为 5%~9%, 土壤有机碳含量约为 5.03%, 氮含量约为 0.35%, 磷含量约为 0.07%, 钾含量约为 0.37%<sup>[17]</sup>。典型植被类型为原始的中山湿性常绿阔叶林, 优势树种以壳斗科(Fagaceae)、樟科(Lauraceae)、山茶科(Theaceae)、蔷薇科(Rosaceae)和杜鹃花科(Ericaceae)植物为主。植被类型主要有尼泊尔栎木林、杂木林和中山湿性常绿阔叶林。原始森林由于 20 世纪 90 年代的人为砍伐、火烧和兴建水库遭到破坏<sup>[18]</sup>, 后恢复成以尼泊尔栎木(*Alnus nepalensis*)为主的尼泊尔栎木林, 大乔木树种年龄经定年为大概 20~30 a, 被认为是演替早期。而在 20 世纪 50~70 年代人为砍伐和火烧破坏原始森林后, 由先锋种转变为以木果柯(*Lithocarpus xylocarpus*)、南洋木荷(*Schima noronhae*)、薄叶马银花(*Rhododendron leptothrium*)等为主的杂木林, 经定年为年龄约 50~80 a, 被认为是演替中期。中山湿性常绿阔叶林为原生性植被, 群落垂直分层明显, 乔木层高 20~25 m, 郁闭度为 95%, 优势种为变色锥(*Castanopsis wattii*)、南洋木荷等<sup>[16]</sup>, 经定年为年龄>300 a, 为演替末期。

### 1.2 样地设置和调查方法

在保护区监测研究区内的演替早期、中期和末期的典型地段, 按照 Center for Tropical Forest Science (CTFS)标准分别建设 20 m×20 m 的大样方各 5 个,

不同样地间最小距离为 20 m, 每个大样方再分为 4 个 10 m×10 m 的小样方, 对胸径≥1 cm 的树木进行

每木调查、树种编号与铝牌挂钉、树种鉴定、测量树高与胸径等(样地信息见表 1)。

表 1 哀牢山不同演替阶段森林样地基本信息

Table 1 Summary of forest plots in Ailao Mountain at different successional stages

样地 Plot	演替早期 Early stage of succession					演替中期 Middle stage of succession					演替末期 Late stage of succession				
	ES1	ES2	ES3	ES4	ES5	MS1	MS2	MS3	MS4	MS5	LS1	LS2	LS3	LS4	LS5
面积 Area (m <sup>2</sup> )	400	400	400	400	400	400	400	400	400	400	400	400	400	400	400
平均胸径 Mean DBH (cm)	4.7	5.8	6.5	6.9	7.0	8.0	7.7	6.6	7.3	7.8	11.3	6.7	10.4	8.2	10.5
最大胸径 DBH <sub>max</sub> (cm)	28.2	26.9	23.3	26.7	25.5	60.3	62.8	62.2	58.9	39.4	110.2	138.5	160.7	84.5	62.0
平均树高 Mean height (m)	4.6	4.7	5.4	4.9	5.6	6.3	6.1	5.9	6.5	7.2	7.6	4.9	6.1	5.7	7.0
最大树高 Height <sub>max</sub> (m)	11.5	14.1	14.4	15.5	13.8	23	23.5	24.4	25.5	19.8	26	26	25	23	23.6
总胸高断面积 BA (m <sup>2</sup> /hm <sup>2</sup> )	19.8	12.8	13.8	9.8	18.1	27.3	29.4	34.4	42.3	33.0	77.8	76.5	116.5	78.3	95.7
立木密度 Density (ind./hm <sup>2</sup> )	2 650	1 125	1 525	600	1 525	1 350	1 425	1 750	2 075	2 125	1 775	3 350	1 975	2 750	3 600
科数 Number of family	10	10	12	8	10	9	7	7	9	10	10	13	8	13	12
属数 Number of genus	10	11	12	8	12	16	11	12	17	14	13	17	16	20	20
种数 Number of species	11	11	12	8	13	19	13	14	18	17	18	23	22	27	26
垂直结构分层 Vertical structure layer	2	2	2	2	2	2	2	3	3	3	4	5	5	4	5

### 1.3 重要值的计算

参照 Curtis 等<sup>[19]</sup>的方法计算重要值:  $IV(\%) = (RD+RF+RP)/3$ , 式中, 相对密度(RD)=(某种植物的个体数/全部植物的个体数)×100%; 相对频度(RF)=(某种植物的频度/所有种的频度之和)×100%; 相对显著度(RP)=(某种植物的胸高断面积和/全部种胸高断面积之和)×100%。

### 1.4 物种多样性指数的计算

Margalef 丰富度指数<sup>[20]</sup>:  $Ma = (S-1)/\ln N$ , Simpson 优势度指数<sup>[21]</sup>:  $D = 1 - \sum_{i=1}^S P_i^2$ , Shannon-Wiener 多样性指数<sup>[22]</sup>:  $H = -\sum_{i=1}^S P_i \ln P_i$ , Pielou 均匀度指数<sup>[23]</sup>:  $J = H/\ln S$ , 式中,  $S$  为样方内的物种数,  $N$  为样方所有物种个体数的总和,  $P_i$  为  $N_i/N$ ,  $N_i$  为  $i$  物种个体数。

Cody 相异性指数<sup>[24]</sup>:  $\beta_c = (a+b-2c)/2$ , 式中,  $a$  和  $b$  分别为样地 A 和样地 B 的物种数,  $c$  为 2 样地共有的物种数。

### 1.5 生物量的计算

根据云南哀牢山森林生态系统国家野外科学观测研究站建立的该地区树种的生物量模型(表 2), 分别计算样地内各树种的干、枝、叶和根的生物量, 汇总为各样地的乔木总生物量。

### 1.6 数据处理和分析

首先, 用单因素方差分析(ANOVA)比较不同演替阶段群落结构、树种多样性、生物量的差异。其次, 采用 Pearson 相关分析来评估群落生物量与群落结构、树种多样性参数的相关性。数据分析用 R4.2.2 (R Development Core Team 2022)<sup>[25]</sup> 进行。

表 2 乔木层树种生物量方程

Table 2 Allometric equations for calculating biomass of dominant tree species in this study

生活型 Life form	器官 Organ	生物量模型 Biomass model	$P$
高位芽乔木 High bud tree	树干 Stem	$W_s = 0.0747(DBH)^{2.4288}$	0.01
	树枝 Branch	$W_b = 0.0228(DBH)^{2.329}$	0.01
	树叶 Leaf	$W_l = 0.023(DBH)^{1.5819}$	0.05
	地下部分 Underground	$W_r = 0.0431(DBH)^{2.2642}$	0.01
小高位芽乔木 Small high bud tree	干枝 Stem and branch	$W_s = 0.091737(DBH)^{3.6801}$	0.01
	树叶 Leaf	$W_l = 0.013777(DBH)^{3.3266}$	0.01
	地下部分 Underground	$W_r = 0.022155(DBH)^{4.023}$	0.01

## 2 结果和分析

### 2.1 不同演替阶段的物种组成和群落结构变化

本研究共调查演替早期乔木树种 24 种, 隶属于 16 科 20 属, 主要由尼泊尔桫木、厚皮香(*Ternstroemia gymnanthera*)、南烛(*Vaccinium bracteatum*)等组成(表 3); 演替中期乔木 28 种, 隶属于 14 科 25 属, 主要由薄叶马银花、木果柯、云南越橘(*Vaccinium duclouxii*)等组成; 演替末期乔木 41 种, 隶属于 19 科 30 属, 主要由变色锥、南洋木荷、蒙自连蕊茶(*Camellia forrestii*)等组成。随演替进行, 次生林乔木群落的物种组成发生明显变化。

演替早期尼泊尔桫木重要值为 37.9%, 后同南烛、野柿(*Diospyros kaki*)、野核桃(*Juglans regia*)等先锋种消失, 而木果柯、蒙自连蕊茶、多花山矾(*Symplocos ramosissima*)仍为演替中期优势种, 且重要值增大。云南越橘、红花木莲(*Manglietia insignis*)逐渐在演替中期成为优势种, 新出现的薄叶马银花的重要值最高, 为 13.9%。变色锥、南洋木荷、蒙自连蕊茶、多花山矾、云南越橘的重要值在演替末

期仍保持优势, 舟柄茶(*Stewartia pteropetiolata*)、南亚枇杷(*Eriobotrya bengalensis*)逐渐发展为末期优势种, 演替末期新出现的滇润楠(*Machilus yunnanensis*)、丛花山矾(*Symplocos poilanei*)、云南柃(*Eurya yunnanensis*)也为优势树种。

随着演替进程, 立木密度逐渐增大, 平均胸径和最大胸径逐渐增大, 演替末期与早期、中期差异显著, 平均树高呈现上升趋势, 最大树高逐渐增大, 演替早期与中期、末期差异显著(图 1)。

### 2.2 不同演替阶段的物种多样性变化

不同演替阶段的次生林乔木的 Margalef 丰富度指数、Simpson 优势度指数、Shannon-Wiener 多样性指数、Pielou 均匀度指数呈现逐渐增大趋势, 方差分析结果表明, Margalef 指数和 Shannon-Wiener 指数在 3 个阶段的差异显著(图 2), 演替早期的 Simpson 指数和 Pielou 指数与中期、末期的差异显著( $P < 0.05$ )。演替早期与中期的共同树种有 10 种, Cody 相异性指数为 16; 演替早期与末期共同树种有 9 种, Cody 指数为 23.5; 演替中期与末期共同树种有 19 种, Cody 指数为 13.5。

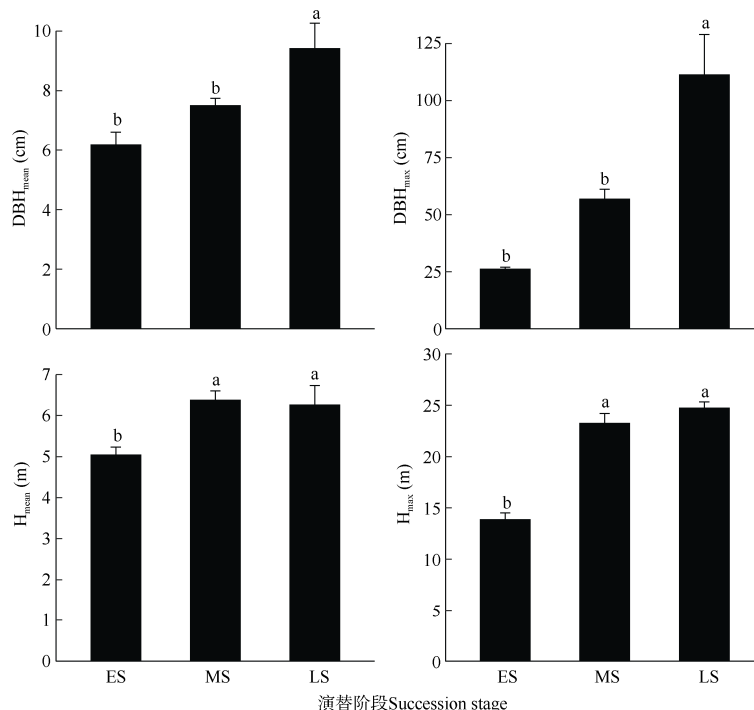


图 1 哀牢山不同演替阶段森林树种胸径和高度变化。ES: 演替早期; MS: 演替中期; LS: 演替末期; DBH<sub>mean</sub>: 平均胸径; DBH<sub>max</sub>: 最大胸径; H<sub>mean</sub>: 平均树高; H<sub>max</sub>: 最大树高。柱上不同字母表示差异显著( $P < 0.05$ )。下同

Fig. 1 Changes in diameter at breast height (DBH) and height of trees at different succession in Ailao Mountain. ES: Early stage; MS: Middle stage; LS: Late stage; DBH<sub>mean</sub>: Mean DBH; DBH<sub>max</sub>: Max. DBH; H<sub>mean</sub>: Mean height; H<sub>max</sub>: Max. height. Different letters upon column indicate significant differences at 0.05 level. The same below

表 3 哀牢山演替过程中森林物种组成和重要值(IV)变化

Table 3 Variation of composition and importance value (IV) of tree species during succession in Ailao Mountain

阶段 Stage	植物 Species	IV /%	阶段 Stage	植物 Species	IV /%
早期 Early	尼泊尔栎木 <i>Alnus nepalensis</i>	37.9	中期 Middle	紫药女贞 <i>Ligustrum delavayanum</i>	0.6
	厚皮香 <i>Ternstroemia gymnanthera</i>	14.0		珍珠花 <i>Lyonia ovalifolia</i>	0.6
	南烛 <i>Vaccinium bracteatum</i>	7.2	瑞丽鹅掌柴 <i>Heptapleurum shweliense</i>	0.5	
	木果柯 <i>Lithocarpus xylocarpus</i>	5.5	多果新木姜子 <i>Neolitsea polycarpa</i>	0.5	
	多花山矾 <i>Symplocos ramosissima</i>	5.2	景东冬青 <i>Ilex gantungensis</i>	0.5	
	野柿 <i>Diospyros kaki</i>	5.0	末期 Late	变色锥 <i>Castanopsis wattii</i>	14.6
	野核桃 <i>Juglans regia</i>	4.6		南洋木荷 <i>Schima noronhae</i>	6.6
	蒙自连蕊茶 <i>Camellia forrestii</i>	3.4		蒙自连蕊茶 <i>Camellia forrestii</i>	5.5
	山鸡椒 <i>Litsea cubeba</i>	2.1		滇润楠 <i>Machilus yunnanensis</i>	5.0
	马缨杜鹃 <i>Rhododendron delavayi</i>	1.9		多花山矾 <i>Symplocos ramosissima</i>	4.9
	长柱十大功劳 <i>Mahonia duclouxiana</i>	1.9		舟柄茶 <i>Stewartia pteropetiolata</i>	4.5
	红花木莲 <i>Manglietia insignis</i>	1.8		丛花山矾 <i>Symplocos poilanei</i>	4.4
	油葫芦 <i>Pyralaria edulis</i>	1.2		云南越桔 <i>Vaccinium duclouxii</i>	4.4
	西南红茶 <i>Camellia pitardii</i>	0.9		云南柃 <i>Eurya yunnanensis</i>	4.3
	云南越桔 <i>Vaccinium duclouxii</i>	0.8		南亚枇杷 <i>Eriobotrya bengalensis</i>	3.8
	山矾 <i>Symplocos sumuntia</i>	0.8		木果柯 <i>Lithocarpus xylocarpus</i>	3.7
	多脉冬青 <i>Ilex polyneura</i>	0.8		薄叶山矾 <i>Symplocos anomala</i>	3.7
	斜基叶柃 <i>Eurya obliquifolia</i>	0.7		黄心树 <i>Machilus gamblei</i>	3.2
	刀把木 <i>Cinnamomum pittosporoides</i>	0.7		多花含笑 <i>Michelia floribunda</i>	2.7
	荷包山桂花 <i>Polygala arillata</i>	0.7		景东冬青 <i>Ilex gantungensis</i>	2.5
瓦山安息香 <i>Styrax perkinsiae</i>	0.7	多果新木姜子 <i>Neolitsea polycarpa</i>		2.5	
大叶山矾 <i>Symplocos glauca</i>	0.7	硬壳柯 <i>Lithocarpus hancei</i>		2.2	
多花含笑 <i>Michelia floribunda</i>	0.7	红花木莲 <i>Manglietia insignis</i>		2.1	
西藏鼠李 <i>Rhamnus xizangensis</i>	0.7	坚木山矾 <i>Symplocos dryophila</i>		1.7	
中期 Middle	薄叶马银花 <i>Rhododendron leptothrium</i>	13.9		大花八角 <i>Illicium macranthum</i>	1.5
	木果柯 <i>Lithocarpus xylocarpus</i>	11.0	柳叶润楠 <i>Machilus salicina</i>	1.4	
	云南越橘 <i>Vaccinium duclouxii</i>	8.0	尖叶桂樱 <i>Lauro-cerasus undulata</i>	1.4	
	蒙自连蕊茶 <i>Camellia forrestii</i>	7.3	藏南槭 <i>Acer campbellii</i>	1.2	
	南洋木荷 <i>Schima noronhae</i>	6.6	日本杜英 <i>Elaeocarpus japonicus</i>	1.1	
	多花山矾 <i>Symplocos ramosissima</i>	6.1	厚皮香 <i>Ternstroemia gymnanthera</i>	1.1	
	红花木莲 <i>Manglietia insignis</i>	5.7	薄叶马银花 <i>Rhododendron leptothrium</i>	1.0	
	壶壳柯 <i>Lithocarpus echinophorus</i>	5.3	珊瑚冬青 <i>Ilex corallina</i>	0.9	
	黄心树 <i>Machilus gamblei</i>	4.3	滇山茶 <i>Camellia reticulata</i>	0.9	
	变色锥 <i>Castanopsis wattii</i>	3.8	瓦山安息香 <i>Styrax perkinsiae</i>	0.8	
	厚皮香 <i>Ternstroemia gymnanthera</i>	3.3	褐叶青冈 <i>Quercus stewardiana</i>	0.8	
	刀把木 <i>Cinnamomum pittosporoides</i>	2.9	珍珠花 <i>Lyonia ovalifolia</i>	0.8	
	毛尖树 <i>Actinodaphne forrestii</i>	2.6	水青树 <i>Tetracentron sinense</i>	0.7	
	藏南槭 <i>Acer campbellii</i>	2.4	乔木茵芋 <i>Skimmia arborescens</i>	0.7	
	舟柄茶 <i>Stewartia pteropetiolata</i>	2.4	长柱十大功劳 <i>Mahonia duclouxiana</i>	0.7	
	西南红茶 <i>Camellia pitardii</i>	1.9	吴茱萸五加 <i>Gamblea ciliata</i> var. <i>evodiifolia</i>	0.5	
	硬壳柯 <i>Lithocarpus hancei</i>	1.8	红河冬青 <i>Ilex manneiensis</i>	0.5	
	腺叶桂樱 <i>Lauro-cerasus phaeosticta</i>	1.6	腺叶桂樱 <i>Lauro-cerasus phaeosticta</i>	0.4	
	瓦山安息香 <i>Styrax perkinsiae</i>	1.2	三股筋香 <i>Lindera thomsonii</i>	0.4	
	粗梗稠李 <i>Prunus napaulensis</i>	0.9	桃叶珊瑚 <i>Aucuba chinensis</i>	0.4	
南亚枇杷 <i>Eriobotrya bengalensis</i>	0.8	鸭公树 <i>Neolitsea chui</i>	0.3		
山青木 <i>Meliosma kirkii</i>	0.8	白瑞香 <i>Daphne papyracea</i>	0.3		
斜基叶柃 <i>Eurya obliquifolia</i>	0.8	合计 Total	100		

### 2.3 不同演替阶段的乔木生物量变化

随演替进行, 乔木总生物量呈现升高趋势, 树

干、树枝、树叶、地上部分和地下部分也均表现为升高趋势(图 3)。方差分析结果表明, 演替早期与中

期、末期的树干、树叶、地上、总生物量差异显著 ( $P<0.05$ ), 演替末期与早期、中期的树枝生物量差异显著 ( $P<0.05$ ), 不同阶段间地下生物量均差异显著

( $P<0.05$ )。演替早期和末期的生物量表现为树干>树枝>树叶, 演替中期生物量表现为树干>树叶>树枝, 不同演替阶段生物量均表现为地上部分>地下部分。

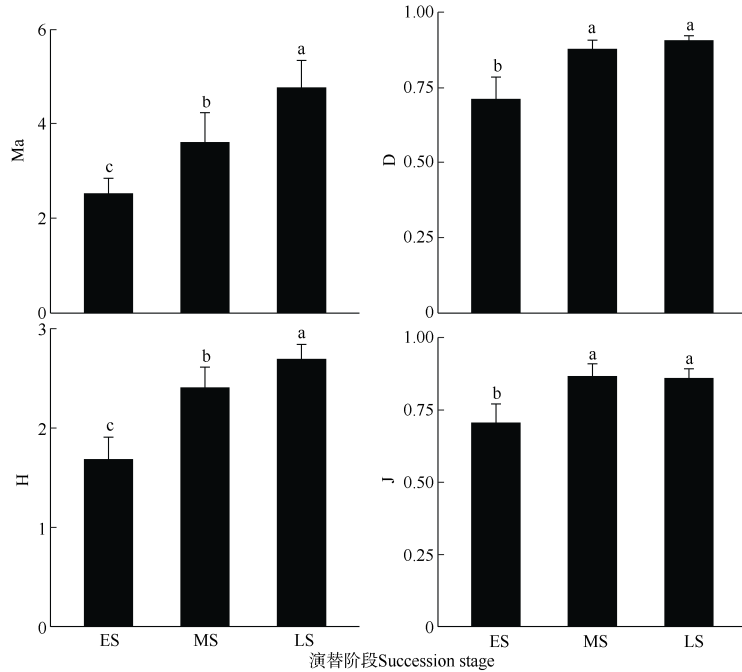


图 2 哀牢山不同演替阶段森林群落物种多样性。Ma: Margalef 指数; D: Simpson 优势度指数; H: Shannon-Wiener 多样性指数; J: Pielou 均匀度指数。下同  
Fig. 2 Species diversity indexes at different succession in Ailao Mountain. Ma: Margalef index; D: Simpson index; H: Shannon-Wiener index; J: Pielou index. The same below

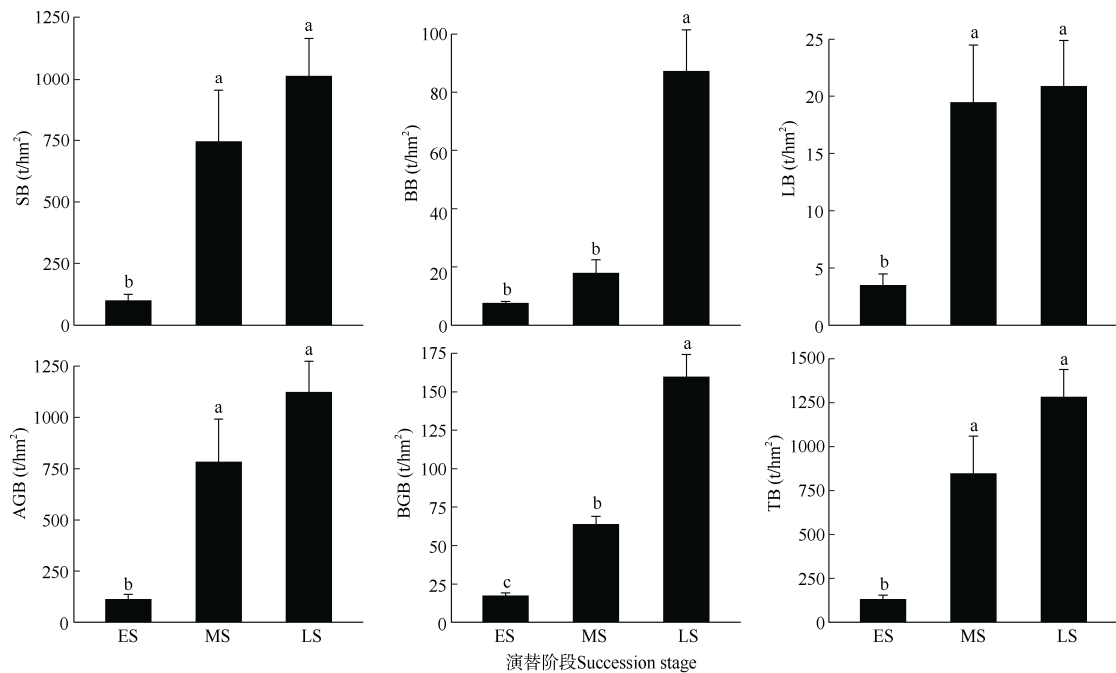


图 3 哀牢山不同演替阶段森林群落生物量。SB: 树干生物量; BB: 枝条生物量; LB: 叶生物量; AGB: 地上生物量; BGB: 地下生物量; TB: 总生物量。  
Fig. 3 Community biomass at different succession in Ailao Mountain. SB: Stem biomass; BB: Branch biomass; LB: Leaf biomass; AGB: Aboveground biomass; BGB: Underground biomass; TB: Total biomass.

## 2.4 乔木生物量与多样性指数的关系

Margale 丰富度指数、Shannon-Wiener 多样性指数、Simpson 优势度指数与总生物量呈极显著正相关(图 4), Shannon-Wiener 多样性指数的相关系数最高, Pielou 均匀度指数与总生物量呈显著正相关 ( $P < 0.05$ ), 而立木密度与总生物量呈正相关关系, 但是相关性不显著 ( $P > 0.05$ )。

## 3 讨论和结论

### 3.1 物种多样性和群落结构随演替过程的变化

本研究结果表明, 随着演替进程, 乔木属数和种数逐渐增多, 但科数却先减少后增多, 这与文丽等<sup>[26]</sup>的研究结果相同。演替早期树种对生境具有改善作用, 环境的容纳量不断提高, 植物属和种数量不断增加, 但对同种资源的竞争不断加剧, 生态位分化不明显, 以致相同生态位的劣势种消失, 发展至相对稳定的时期, 再进行林下的生态位互补。物种多样性可反映群落结构、发展阶段和稳定程度<sup>[27]</sup>, 本研究中, 不同演替阶段的次生林乔木的丰富度、优势度、多样性、均匀度指数逐渐升高, 说明森林群落结构向着更为复杂的方向发展<sup>[28-29]</sup>, 与

大西洋森林演替特征相同<sup>[30]</sup>。演替早期的先锋种尼泊尔椴木占据的明显优势逐渐减弱, 其在短时间内稳定发展, 但难以在演替中期维持优势致退出群落<sup>[31]</sup>, 中期物种分布逐渐均匀, 演替末期顶级种变色锥等逐渐占据优势, 群落已相对稳定以持续发展。随着演替的进程, 群落的光照条件和土壤条件等发生显著变化<sup>[32]</sup>, 有些树种在 3 个阶段均有出现(如厚皮香、云南越橘、红花木莲等), 但丰富度和优势度不一致, 其可能是通过改变自身生理生态特性以最大限度获取资源, 改变生活史的适应策略, 因而能保留下来<sup>[33]</sup>。

群落结构是研究生态系统过程的基础<sup>[34]</sup>, 可揭示森林演替机制和规律。本研究中发现样地水平乔木的胸径、树高和立木密度逐渐增大, 与郭韦韦等<sup>[35]</sup>结果一致。在垂直结构方面, 演替早期群落分层只有 2 层, 而发展到演替末期群落分层可以发展到 4~5 层。演替末期树高大于 15 m 的乔木增多, 小于 10 m 的乔木占 81.72%, 小于 5 m 的占 42.16%, 其均大于中期的 78.80% 和 40.40%, 表明演替末期分层现象更明显, 冠层不断生长的同时, 郁闭度升高, 林下的耐阴树种也逐渐增加。垂直分层的增加使单位面积上可容纳的生物数目加大, 使物种能更完全、

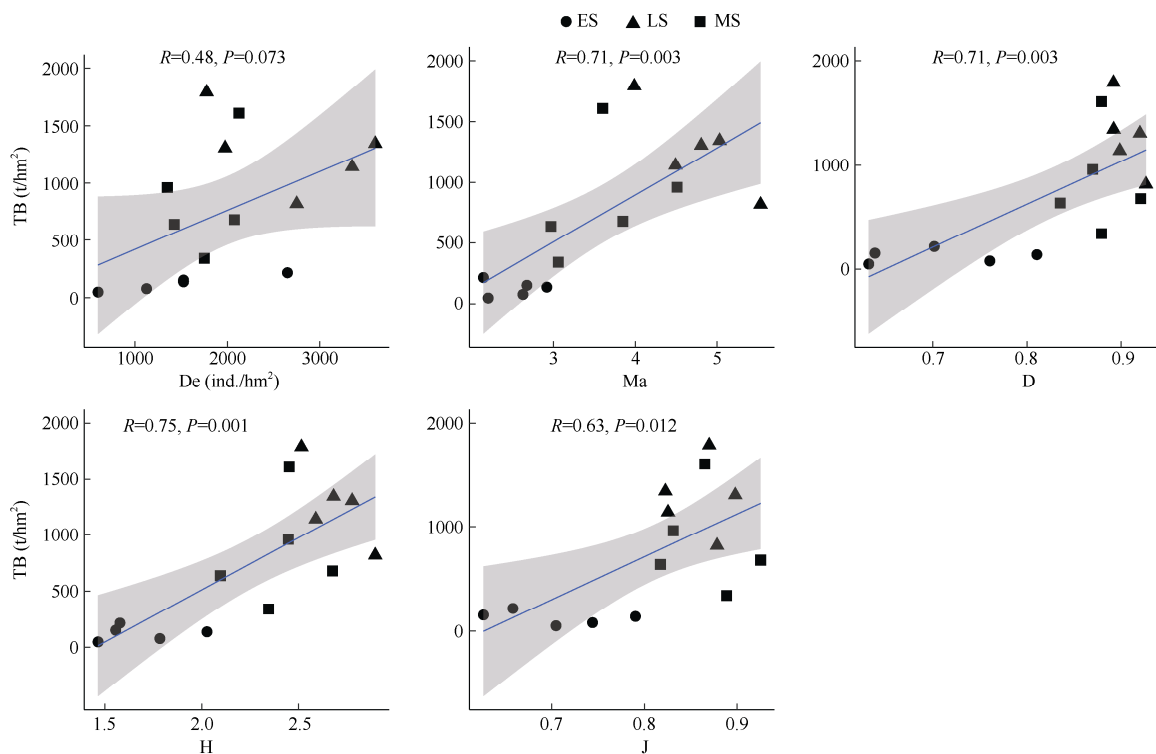


图 4 哀牢山不同演替阶段森林乔木生物量和多样性指数的关系。De: 立木密度。

Fig. 4 Relationships between tree biomass and diversity indexes at different successions in Ailao Mountain. De: Density.



更多方面地利用环境条件,生态位分化更明显,大大减弱了竞争的强度<sup>[28]</sup>。在水平结构上,随演替从早期到末期,样地内的立木密度呈现增加的趋势;并且随着树木的生长,大径级的数量明显增加。大小不同径级的乔木组合,加之群落内部环境因子的不均匀性,可能形成了更多群落的镶嵌性,能够容纳更多的植物物种,以提高群落的生产力<sup>[29,36]</sup>。

### 3.2 演替过程中乔木生物量的变化

生物多样性是生产力形成和维持的基础,而生物量是评价生态系统生产力的基础,研究多样性和生物量的关系可阐明物种多样性和生态系统功能的作用机制<sup>[36]</sup>。在哀牢山森林演替过程中,乔木生物量逐渐增大,与天童山常绿阔叶林和加拿大北方森林生物量先增大后减小的演替特征不同<sup>[38-39]</sup>,与鼎湖山森林演替特征相一致<sup>[11]</sup>。与演替顶级群落的生物量(1281 t/hm<sup>2</sup>)相比,20~30 a 演替早期生物量恢复了9.87%,50~80 a 演替中期恢复了65.98%,明显低于湖南鹰嘴界自然保护区常绿阔叶林<sup>[40-42]</sup>和亚马逊、哥斯达黎加热带森林<sup>[43-44]</sup>演替的早期恢复程度,这可能与研究样地所选择的树龄、森林类型、气候条件、土壤条件等有关;Heartsill等<sup>[45]</sup>报道波多黎各亚热带森林在飓风后15 a 生物量恢复了50%,Kubota等<sup>[46]</sup>也报道日本冲绳亚热带森林生物量恢复在50 a 后达到上限。因此,与这些高温高湿的地区相比,哀牢山退化植被生物量的恢复相对比较缓慢。我们的研究区域位于海拔较高地区,尽管降雨比较丰富,但是常年温度较低,尤其是每年的雨季(5月—10月)常被云雾遮挡,不利于植物叶片光合的进行和干物质的合成;另外,该地区干湿季分明,每年11月—次年4月具有季节性干旱,并且冬季还有寒害的发生,该地区湿冷的气候条件严重限制了树木的生长和退化生态系统生物量的恢复进程。

本研究表明,立木密度与生物量呈正相关,但相关性并不显著,这与农友等<sup>[43]</sup>的研究结论相似,而与Kubota等<sup>[46]</sup>的研究结论相反。在个体数较多、胸径和高度相对较小的演替早期样地内,先锋种尼泊尔栎木、厚皮香等在群落内占绝对优势,这些先锋种能够快速繁殖,但是这些先锋树种作为阳生植物,随演替中期群落郁闭度的增加而逐渐退出,其它耐阴的物种逐渐增多。而演替末期,优势树种多为变色锥和南洋木荷等,其个体非常大,对群落生物量的贡献也比较大。因此,随着演替阶段的进行,群落内物种的更替和不同演替阶段树种的生长特

性差异,使得立木密度和生物量的正相关关系变得不显著。另外,不同研究表明物种多样性与生物量的关系存在不同形式。本研究结果表明,多样性指数与生物量呈现显著正相关。演替早期树种改善了生境,提升资源的可利用率,对生物量的增加产生积极作用<sup>[48]</sup>,演替中期物种增加,占据更多生态位,能更好地利用资源条件,自身快速生长,演替末期随着树种多样性的增加,原有生态位空间逐渐饱和,分化加剧,分层现象明显加剧,物种能捕获更多资源以增加生物量<sup>[36]</sup>,并且物种的增加会使拥有高产物种的机会也增加<sup>[49-50]</sup>。

综上,通过测定哀牢山不同演替阶段森林树种多样性和生物量,明确了随演替进程树种多样性及生物量呈增加趋势,树木生长和树种多样性的提高是影响哀牢山森林群落乔木生物量储量递增的因素,与其他高温高湿地区退化植被的恢复情况相比,哀牢山退化植被生物量恢复相对比较缓慢。因此,在生态系统恢复过程中,维持树木生长和保护树种多样性,能促进退化植被的次生演替,能推动退化生态系统群落结构复杂性和功能稳定性的恢复。

**致谢** 云南哀牢山森林生态系统国家野外科学观测研究站提供了生物量模型数据,在此表示衷心的感谢。

### 参考文献

- [1] POORTER L, BONGERS F, AIDE T M, et al. Biomass resilience of Neotropical secondary forests [J]. *Nature*, 2016, 530(7589): 211-214. doi: 10.1038/nature16512.
- [2] POORTER L, ROZENDAAL D M A, BONGERS F, et al. Wet and dry tropical forests show opposite successional pathways in wood density but converge over time [J]. *Nat Ecol Evol*, 2019, 3(6): 928-934. doi: 10.1038/s41559-019-0882-6.
- [3] ZHANG J Y, ZHAO H L, ZHANG T H, et al. Dynamics of species diversity of communities in restoration processes in Horqin Sandy Land [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2004, 28(1): 86-92. [张继义, 赵哈林, 张铜会, 等. 科尔沁沙地植被恢复系列上群落演替与物种多样性的恢复动态 [J]. *植物生态学报*, 2004, 28(1): 86-92. doi: 10.17521/cjpe.2004.0013.]
- [4] WANG S X, WANG X A, LI G Q, et al. Species diversity and environmental interpretation in the process of community succession in the Ziwu Mountain of Shaanxi Province [J]. *Acta Ecol Sin*, 2010, 30(6): 1638-1647. [王世雄, 王孝安, 李国庆, 等. 陕西子午岭植物群落演替过程中物种多样性变化与环境解释 [J]. *生态学报*, 2010, 30(6):

- 1638–1647.]
- [5] MARGALEF R. Information theory in ecology [J]. *Gen Syst Yearb*, 1958, 3: 36–71.
- [6] WU Y, LIU Q, HE H, et al. Dynamics of species diversity in artificial restoration process of subalpine coniferous forest [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2004, 15(8): 1301–1306. [吴彦, 刘庆, 何海, 等. 亚高山针叶林人工恢复过程中物种多样性变化 [J]. *应用生态学报*, 2004, 15(8): 1301–1306.]
- [7] AUCLAIR A N, GOFF F G. Diversity relations of upland forests in the western Great Lakes area [J]. *Am Nat*, 1971, 105(946): 499–528. doi: 10.1086/282742.
- [8] GAO X M, WANG W, DU X J, et al. Size structure, ecological significance and population origin of *Quercus wutaishanica* forest in Beijing mountainous area [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2001, 25(6): 673–678. [高贤明, 王巍, 杜晓军, 等. 北京山区辽东栎林的径级结构、种群起源及生态学意义 [J]. *植物生态学报*, 2001, 25(6): 673–678.]
- [9] LI Y Y, SHAO M A. The change of plant diversity during natural recovery process of vegetation in Ziwuling Area [J]. *Acta Ecol Sin*, 2004, 24(2): 252–260. [李裕元, 邵明安. 子午岭植被自然恢复过程中植物多样性的变化 [J]. *生态学报*, 2004, 24(2): 252–260. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2004.02.013.]
- [10] SAATCHI S S, HOUGHTON R A, DOS SANTOS A R C, et al. Distribution of aboveground live biomass in the Amazon basin [J]. *Glob Change Biol*, 2007, 13(4): 816–837. doi: 10.1111/j.1365-2486.2007.01323.x.
- [11] PENG S L, FANG W. Features of biomass and productivity dynamics in successional process of low subtropical forest [J]. *Ecol Sci*, 1995(2): 1–9. [彭少麟, 方炜. 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*, 1995(2): 1–9.]
- [12] ZHOU X L, CAI Q, XIONG X Y, et al. Ecosystem carbon stock and within-system distribution in successional *Fagus lucida* forests in Mt. Yueliang, Guizhou, China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2018, 42(7): 703–712. [周序力, 蔡琼, 熊心雨, 等. 贵州月亮山不同演替阶段亮叶水青冈林碳储量及其分配格局 [J]. *植物生态学报*, 2018, 42(7): 703–712. doi: 10.17521/cjpe.2018.0064.]
- [13] XIA Y J, ZHANG J, ZOU S, et al. Dynamics of structural diversity and carbon storage along a successional gradient in south subtropical forest [J]. *Ecol Environ Sci*, 2018, 27(3): 424–431. [夏艳菊, 张静, 邹顺, 等. 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*, 2018, 27(3): 424–431. doi: 10.16258/j.cnki.1674-5906.2018.03.004.]
- [14] WU Z Y. *The Vegetation of China* [M]. Beijing: Science Press, 1980: 306–356. [吴征镒. *中国植被* [M]. 北京: 科学出版社, 1980: 306–356.]
- [15] WEN H D, LIN L X, YANG J, et al. Species composition and community structure of a 20 hm<sup>2</sup> plot of mid-mountain moist evergreen broad-leaved forest on the Mts. Ailaoshan, Yunnan Province, China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2018, 42(4): 419–429. [温韩东, 林露湘, 杨洁, 等. 云南哀牢山中山湿性常绿阔叶林 20 hm<sup>2</sup> 动态样地的物种组成与群落结构 [J]. *植物生态学报*, 2018, 42(4): 419–429. doi: 10.17521/cjpe.2017.0272.]
- [16] QIU X Z, XIE S C. *Studies on the Forest Ecosystem in Ailao Mountain Yunnan, China* [M]. Kunming: Yunnan Science and Technology Press, 1998: 1–7. [邱学忠, 谢寿昌. *哀牢山森林生态系统研究* [M]. 昆明: 云南科技出版社, 1998: 1–7.]
- [17] FENG W T, ZOU X M, SHA L Q, et al. Comparisons between seasonal and diurnal patterns of soil respiration in a montane evergreen broad-leaved forest of Ailao Mountains, China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2008, 32(1): 31–39. [冯文婷, 邹晓明, 沙丽清, 等. 哀牢山中山湿性常绿阔叶林土壤呼吸季节和昼夜变化特征及影响因子比较 [J]. *植物生态学报*, 2008, 32(1): 31–39. doi: 10.3773/j.issn.1005-264x.2008.01.004.]
- [18] LI Z P, WEI Z F, YANG X D. Seasonal variations of soil nematode community at different secondary succession stages of evergreen broad-leaved forests in Ailao Mountain [J]. *Chin J Ecol*, 2016, 35(11): 3023–3031. [李志鹏, 韦祖粉, 杨效东. 哀牢山常绿阔叶林不同演替阶段土壤线虫群落的季节变化特征 [J]. *生态学杂志*, 2016, 35(11): 3023–3031. doi: 10.13292/j.1000-4890.201611.008.]
- [19] CURTIS J T, MCINTOSH R P. An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin [J]. *Ecology*, 1951, 32(3): 476–496. doi: 10.2307/1931725.
- [20] MARGALEF R. *Diversidad de especies en las comunidades naturales* [J]. *Publ Inst Biol Apl*, 1951, 9(5): 5–27.
- [21] SIMPSON E H. Measurement of diversity [J]. *Nature*, 1949, 163(4148): 688–688. doi: 10.1038/163688a0.
- [22] SHANNON C E, WIENER W. *The Mathematical Theory of Communication* [M]. Urbana: The University of Illinois Press, 1963: 12–16.
- [23] PIELOU E C. The measurement of diversity in different types of biological collections [J]. *J Theor Biol*, 1966, 13: 131–144. doi: 10.1016/0022-5193(66)90013-0.
- [24] CODY M L, DIAMOND J M. *Ecology and Evolution of Communities* [M]. Cambridge: Harvard University Press, 1975: 214–257.
- [25] R Development Core Team. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2022. <http://www.r-project.org/>
- [26] WEN L, SONG T Q, DU H, et al. The succession characteristics and

- its driving mechanism of plant community in karst region, southwest China [J]. *Acta Ecol Sin*, 2015, 35(17): 5822–5833. [文丽, 宋同清, 杜虎, 等. 中国西南喀斯特植物群落演替特征及驱动机制 [J]. *生态学报*, 2015, 35(17): 5822–5833. doi: 10.5846/stxb201310192524.]
- [27] QI L H, PENG Z H, ZHANG X D, et al. Species diversity and biomass allocation of vegetation restoration communities on degraded lands [J]. *Chin J Ecol*, 2007, 26(11): 1697–1702. [漆良华, 彭镇华, 张旭东, 等. 退化土地植被恢复群落物种多样性与生物量分配格局 [J]. *生态学杂志*, 2007, 26(11): 1697–1702.]
- [28] WANG W F, LEI X D, MA Z H, et al. Positive relationship between aboveground carbon stocks and structural diversity in spruce-dominated forest stands in New Brunswick, Canada [J]. *For Sci*, 2011, 57(6): 506–515. doi: 10.1093/forestscience/57.6.506.
- [29] VIEIRA S, DE CAMARGO P B, SELHORST D, et al. Forest structure and carbon dynamics in Amazonian tropical rain forests [J]. *Oecologia*, 2004, 140(3): 468–479. doi: 10.1007/s00442-004-1598-z.
- [30] TEIXEIRA H M, CARDOSO I M, BIANCHI F J J A, et al. Linking vegetation and soil functions during secondary forest succession in the Atlantic forest [J]. *For Ecol Manage*, 2020, 457: 117696. doi: 10.1016/j.foreco.2019.117696.
- [31] ZHANG M, GAO X J, SUN H J, et al. Spatial structure characteristic of different storey in secondary poplar-birch forest in the mountainous regions of northern Hebei [J]. *J NE For Univ*, 2014, 42(9): 33–38. [张曼, 高兴九, 孙海静, 等. 冀北山地杨桦次生林不同林层的空间结构特征 [J]. *东北林业大学学报*, 2014, 42(9): 33–38. doi: 10.13759/j.cnki.dlxb.20140721.054.]
- [32] YAN E R, WANG X H, HUANG J J. Shifts in plant nutrient use strategies under secondary forest succession [J]. *Plant Soil*, 2006, 289(1/2): 187–197. doi: 10.1007/s11104-006-9128-x.
- [33] ZHOU R L, HOU Y P, ZUO J C, et al. The physiological adaptation mechanisms of four common desert species in response to desert environments [J]. *Acta Ecol Sin*, 2015, 35(2): 340–349. [周瑞莲, 侯玉平, 左进城, 等. 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*, 2015, 35(2): 340–349. doi: 10.5846/stxb201304060609.]
- [34] QU Z X, WU Y S, WANG H X, et al. *Plant Ecology* [M]. 2nd ed. Beijing: Higher Education Press, 1983: 49–66. [曲仲湘, 吴玉树, 王焕校, 等. *植物生态学* [M]. 第2版. 北京: 高等教育出版社, 1983: 49–66.]
- [35] GUO W W, ZHANG Q, KANG X G, et al. Species composition and characteristics of saplings for spruce-fir forest at different succession stages in Changbai Mountain [J]. *J Nanjing For Univ (Nat Sci)*, 2017, 41(1): 109–116. [郭韦韦, 张青, 亢新刚, 等. 长白山云冷杉林不同演替阶段树种组成及林下更新研究 [J]. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 2017, 41(1): 109–116. doi: 10.3969/j.issn.1000-2006.2017.01.017.]
- [36] CARDINALE B J, DUFFY J E, GONZALEZ A, et al. Biodiversity loss and its impact on humanity [J]. *Nature*, 2012, 486(7401): 59–67. doi: 10.1038/nature11148.
- [37] HOOPER D U, VITOUSEK P M. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes [J]. *Science*, 1997, 277(5330): 1302–1305. doi: 10.1126/science.277.5330.1302.
- [38] YANG Q S, YANG H B, ZHENG Z M, et al. A dataset of species composition and biomass in different successional stages of Tiantong typical evergreen broad-leaved forests (2008–2017) [J]. *China Sci Data*, 2022, 7(4): 283–291. [杨庆松, 杨海波, 郑泽梅, 等. 2008—2017年天童不同演替阶段典型常绿阔叶林植物物种组成和生物量数据集 [J]. *中国科学数据*, 2022, 7(4): 283–291.]
- [39] KUMAR P, CHEN H Y H, SEARLE E B, et al. Dynamics of understorey biomass, production and turnover associated with long-term overstorey succession in boreal forest of Canada [J]. *For Ecol Manage*, 2018, 427: 152–161. doi: 10.1016/j.foreco.2018.05.066.
- [40] JIN B, ZENG Z Q, PENG P, et al. Tree biomass of evergreen broad-leaf forest in mid-subtropical region of China at three succession stages [J]. *Hunan For Sci Technol*, 2017, 44(5): 42–45. [金彪, 曾掌权, 彭湃, 等. 中亚热带常绿阔叶林不同演替阶段乔木层生物量特征 [J]. *湖南林业科技*, 2017, 44(5): 42–45. doi: 10.3969/j.issn.1003-5710.2017.05.009.]
- [41] GONG C, WANG S L, ZENG Z Q, et al. Carbon storage and its distribution pattern of evergreen broad-leaved forests at different succession stages in mid-subtropical China [J]. *Chin J Ecol*, 2011, 30(9): 1935–1941. [宫超, 汪思龙, 曾掌权, 等. 中亚热带常绿阔叶林不同演替阶段碳储量与格局特征 [J]. *生态学杂志*, 2011, 30(9): 1935–1941.]
- [42] ZENG Z Q, TANG H, HU Q, et al. Tree biomass distribution patterns with a forest succession in subtropical China [J]. *Agron J*, 2021, 113(2): 706–710. doi: 10.1002/agj2.20406.
- [43] LENNOX G D, GARDNER T A, THOMSON J R, et al. Second rate or a second chance? Assessing biomass and biodiversity recovery in regenerating Amazonian forests [J]. *Glob Change Biol*, 2018, 24(12): 5680–5694. doi: 10.1111/gcb.14443.
- [44] LASKY J R, URIARTE M, BOUKILI V K, et al. The relationship between tree biodiversity and biomass dynamics changes with tropical forest succession [J]. *Ecol Lett*, 2014, 17(9): 1158–1167. doi: 10.1111/ele.12322.
- [45] HEARTSILL S T, SCATENA F N, LUGO A E, et al. Changes in structure, composition, and nutrients during 15 years of hurricane-induced succession in a subtropical wet forest in Puerto Rico [J]. *Biotropica*,

- 2010, 42(4): 455–463. doi: 10.1111/j.1744-7429.2009.00609.x.
- [46] KUBOTA Y, KATSUDA K, KIKUZAWA K. Secondary succession and effects of clear-logging on diversity in the subtropical forests on Okinawa Island, southern Japan [J]. *Biodiv Conserv*, 2005, 14(4): 879–901. doi: 10.1007/s10531-004-0657-4.
- [47] NONG Y, LU L H, YOU J H, et al. The plant diversity and biomass of trees in different successional stages of secondary forest of south subtropical [J]. *J CS Univ For Technol*, 2018, 38(12): 83–88. [农友, 卢立华, 游建华, 等. 南亚热带不同演替阶段次生林植物多样性及乔木生物量 [J]. *中南林业科技大学学报*, 2018, 38(12): 83–88. doi: 10.14067/j.cnki.1673-923x.2018.12.011.]
- [48] HUANG X R. Relationship between plant functional diversity and productivity of *Pinus massoniana* plantations in Guangxi [J]. *Biodiv Sci*, 2018, 26(7): 690–700. [黄小荣. 广西马尾松林植物功能多样性与生产力的关系 [J]. *生物多样性*, 2018, 26(7): 690–700. doi: 10.17520/biods.2018092.]
- [49] TILMAN D, KNOPS J, WEDIN D, et al. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes [J]. *Science*, 1997, 277(5330): 1300–1302. doi: 10.1126/science.277.5330.1300.
- [50] LOREAU M, HECTOR A. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments [J]. *Nature*, 2001, 412(6842): 72–76. doi: 10.1038/35083573.