

DOI: 10.20152/j.np.202311290034

文志, 陈沂章, 倪一农, 董鹏, 符明开, 王永另, 郑华. 国家公园中热带森林恢复对植物多样性和土壤性质影响. 国家公园(中英文), 2023, 1(4): - .
Wen Z, Chen Y Z, Ni Y N, Dong P, Fu M K, Wang Y L, Zheng H. Impact of tropical forest restoration on plant diversity and soil properties in national parks. National Park, 2023, 1(4): - .

国家公园中热带森林恢复对植物多样性和土壤性质影响

文志¹, 陈沂章², 倪一农³, 董鹏³, 符明开⁴, 王永另⁴, 郑华^{1,5,*}

1 中国科学院生态环境研究中心, 城市与区域生态国家重点实验室, 北京 100085

2 东莞植物园, 东莞 523086

3 北京大学附属中学, 北京 100190

4 海南热带雨林国家公园管理局鹦哥岭分局, 白沙 572800

5 中国科学院大学, 北京 100049

摘要: 如何进行生态保护修复是国家公园建设中面临的现实问题。实施自然恢复被认为是重要的保护修复原则, 然而恢复过程中生态系统要素的变化仍需明确。以热带雨林国家公园鹦哥岭片区为对象, 选择正常经营橡胶林、弃耕后恢复 2 年橡胶林、10 年次生林、30 年次生林、60 年次生林和成熟林构成森林恢复梯度, 探索森林恢复过程中植物多样性和土壤性质的变化特征。结果表明, 森林恢复过程中植物丰富度和 Shannon-Wiener 多样性指数呈现先升高后降低趋势, 恢复 30 年次生林具最高植物多样性, 恢复 60 年后植物多样性趋于稳定; 土壤有机质和总氮呈先降低后升高趋势, 但总磷呈现降低趋势; 植物丰富度和 Shannon-Wiener 多样性指数与土壤有机质和总氮相关性均不显著, 但与总磷呈显著负相关。本研究明确了以橡胶林为自然恢复起点的植物多样性恢复所需年限, 证实了在恢复过程中植物多样性与土壤总磷的关系, 为评估热带雨林国家公园中实施生态保护修复的效应提供支撑。

关键词: 国家公园; 自然恢复; 植物多样性; 土壤性质

Impact of tropical forest restoration on plant diversity and soil properties in national parks

WEN Zhi¹, CHEN Yizhang², NI Yinong³, DONG Peng³, FU Mingkai⁴, WANG Yongling⁴, ZHENG Hua^{1,5,*}

1 State Key Laboratory of Urban and Regional Ecology, Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China

2 Dongguan Botanical Garden, Dongguan 523086, China

3 The Affiliated High School of Peking University, Beijing 100190, China

4 Yinggeling Branch Office, National Park of Hainan Tropical Rainforest, Baisha 572800, China

5 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract: How to carry out ecological protection and restoration is a practical problem faced in the construction of national parks. The implementing natural restoration is considered an important measure for conservation and restoration, but changes in ecosystem elements still need to be clarified during the restoration process. This study took the Yinggeling area of the Tropical Rainforest National Park as the object. We constructed forest restoration gradient by selecting normally managed

基金项目: 请补充

收稿日期: 2023-11-29; 采用日期: 2023-12-27

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: 请补充

rubber forests, 2-year rubber forests restored after abandonment, 10-year secondary forests, 30-year secondary forests, 60-year secondary forests and mature forests. Changes in plant diversity and soil properties are explored along with the forest restoration process. The results showed that plant richness and Shannon-Wiener diversity index first increased and then decreased with the forest restoration process. More specifically, plant diversity reached the highest after 30 years of restoration and tended to be stable after 60 years of restoration. Soil organic matter and total nitrogen first decreased and then increased, but total phosphorus showed a decreasing trend. The correlations between plant richness and Shannon-Wiener diversity index were insignificant with soil organic matter and total nitrogen, but they were significantly negatively correlated with total phosphorus. These results clarify the number of years required to restore plant diversity using rubber forests as the starting point for restoration, and confirm the relationship between plant diversity and total soil phosphorus during the restoration process. This study provides support for evaluating the effects of ecological conservation and restoration in tropical rainforest national parks.

Key Words: national park; natural restoration; plant diversity; soil properties

建立以国家公园为主体的自然保护地体系是遏制生物多样性丧失和保护自然生态系统的有力措施^[1-2],但国家公园建设过程中仍面临着诸多问题和挑战,例如如何协调生态保护与居民生计发展^[3]和如何开展生态保护修复^[4]等。针对实践中的问题,“十三五”规划纲要对国家公园的体制改革做了细化,明确国家公园中可实施“保护优先、自然恢复为主”的管理策略^[5],这为国家公园中人工林和次生林等生态系统的保护修复提供了指导原则。

自然恢复是依靠生态系统的自调节和自组织能力,把退化生态系统恢复到物种组成、群落结构、生态系统功能和服务等方面达到或接近于未退化前状态。自然恢复是个长时间的生态系统演替过程,深刻影响生态系统中生物和非生物因子^[6-8]。前人对自然恢复的影响效应已有大量探索,有研究发现自然恢复增加了森林中植物多样性^[9-10],但这与植物多样性表现为先下降后上升趋势的结果相矛盾^[11-12];森林的自然恢复可增加土壤有机质^[9-10]和总氮^[7],但也有结果认为土壤总氮为先增加后降低趋势^[13];在自然恢复中植物多样性与土壤性质的响应是相互影响过程^[13-14],但恢复过程中土壤性质对植物多样性的影响仍不明确^[10, 15],这既归因于影响植物多样性的土壤类型和性质差异^[16-17],也归因于热带或温带等植被类型对土壤性质响应机制的差异^[13, 18],更重要的可能是恢复起点的差异^[19-20],揭示自然恢复对生态系统要素的影响时需考虑植被类型和恢复起点两个重要因素。

海南热带雨林国家公园是全球生物多样性热点地区,园区内森林覆盖率达 95.86%,分布着热带低地雨林、山地雨林、高山云雾雨林和常绿阔叶林等森林类型,已被记录到的维管植物超过 3600 种,保存着丰富的植物资源,对中国乃至世界生物多样性保护及区域生态系统平衡维护具有重要意义^[21]。然而,园内仍有大面积人工林分布,其中橡胶林是分布最广泛的人工林之一^[22],橡胶林的生态保护恢复是园区森林管理的重要议题之一。鉴于该区域独特地理位置、气候条件和植被结构特征,该地区的植被恢复过程极有可能差异与其他地区^[8, 19]。本研究以橡胶林为自然恢复起点,探索橡胶林到成熟林的自然恢复过程中植物多样性和土壤性质变化,分析恢复过程中植物多样性和土壤性质相互关系,以促进园区自然恢复效应的评估,为园区实施“保护优先、自然恢复为主”的管理策略提供理论基础和实践指导。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于海南省热带雨林国家公园鹦哥岭片区东北部区域(图 1),该区域地处北热带,属热带季风气候。年均气温 20—24℃,年降水量 1900—2900mm。区内主要以花岗岩为主要成土母质,土壤类型为砖黄壤。2004 年之前,当地农户将大量天然林转变为橡胶林等人工林;2004 年后该地区逐步建立自然保护区实施有效

管理,天然林被严格保护;2021 年设立海南热带雨林国家公园后,该区域归属国家公园一般控制区,处于国家公园边界范围内的橡胶林等人工林仍允许农户正常经营,一些橡胶林因被弃管而进入自然恢复阶段。总体上,区内分布有橡胶林、次生林和成熟林等多种森林类型。

1.2 样地选择和森林恢复梯度构建

对研究区森林分布进行问询和踏查后,选择区内 6 种森林类型构成自然恢复梯度(表 1),分别为:处于正常经营橡胶林(RF),弃管后恢复 2 年的橡胶林(RF2),自然恢复约 10 年的次生林(SF10),自然恢复约 30 年的次生林(SF30),自然恢复约 60 年次生林(SF60)和林龄大于 100 年的成熟林(YMF)。其中,正常管理和弃管的橡胶树林龄约为 33 年,且均由天然林转变而来。

次生林(SF10)是成熟林被皆伐后自然恢复而来,自然恢复约 30 年的(SF30)和 60 年(SF60)次生林皆为择伐林恢复而来。RF、SF10、SF30、SF60 和 YMF 均有 3 个样地被选择,样地间距离至少 1km。在弃管后恢复 2 年的橡胶林中设置 3 个样地,样地间距离至少为 200m。所有被选样地具有相似坡向,海拔分布范围为 300—1000m,各样地的优势物种见表 1。

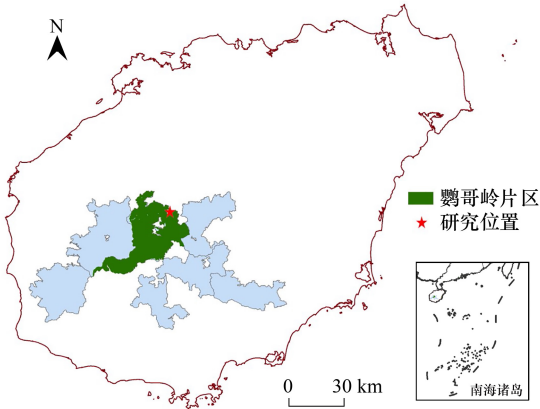


图 1 研究区位置图
Fig.1 Sketch map of the research area

表 1 样地中林分结构特征
Table 1 Characteristics of stand structure in the sample plots

森林类型 Forest type	林分密度 Stand density/ (10 ³ 株/hm ²)	优势树种 Dominant species
正常经营橡胶林 Rubber plantation with normal management	0.6±0.1	橡胶树
弃管后恢复 2 年橡胶林 Restoration of 2-year rubber plantation after abandonment	6.9±0.8	橡胶树、水锦树、狗牙花、毛银柴、野牡丹、潺槁木姜子、海南蒲桃
恢复 10 年次生林 Secondary forest restored for 10 years	14.7±1.8	九节、毛银柴、水锦树、银柴、毛黄肉楠、枫香、野山茶、鸭脚木、细齿叶柃、桃金娘、山杜英、狗牙花、烟斗柯、秀丽锥
恢复 30 年次生林 Secondary forest restored for 30 years	11.1±1.2	九节、烟斗柯、贡甲、厚壳桂、黄杞、岭南山竹子、萍婆、三角瓣花、锈毛杜英、鸭脚木、粗叶木、山杜英
恢复 60 年次生林 Secondary forest restored for 60 years	8.5±1.25	厚壳桂、胡颓子叶柯、九节、山杜英、烟斗柯、野山茶、鹅掌柴、十蕊槭、普洱茶、猴耳环、三角瓣花、岭南山竹子
成熟林 Mature forest	7.5±1.1	黄叶树、九节、普洱茶、景烈樟、绒毛肉楠、绿枝山矾、公孙锥、高脚罗伞、藜蒴、荔枝叶红豆、三角瓣花、纤枝蒲桃

林分密度只统计基径≥1cm 的植株个体数量

1.3 植物多样性

研究中只调查植株的基径≥1cm 植物个体,这是因为这些植株是植物群落组成和土壤养分消耗的主体^[6, 23]。在各森林样地中设置 30m×30m 的调查大样方,然后将各大样方分割为 9 个 10m×10m 的中样方。随机选择 3 个 10m×10m 的中样方,调查各中样方中植株的基径≥1cm 植物种类;从剩下的 6 个中样方再随机选择 3 个,调查各中样方中基径≥5cm 植物种类;记录和鉴定所有调查的物种名称。野外植物的调查时间为 2017 年 11—12 月。

基于各样方调查数据计算植物多样性指标^[23—24],具体包括:物种丰富度(*S*)、Shannon-Wiener 多样性指数(*H*,公式(1))、Simpson 优势度指数(*M*,公式(2)),Pielou 物种均匀度(*E*,公式(3)),各计算公式如下:

物种丰富度(S):样方中植物的种类数量

$$\text{Shannon-Wiener 多样性指数}(H): H = - \sum_{i=1}^s P_i \log P_i \quad (1)$$

$$P_i = N_i / N$$

Simpson 优势度指数(M):

$$M = 1 - \sum_{i=1}^s P_i^2 \quad (2)$$

Pielou 均匀度指数表征物种均匀度(E):

$$E = \frac{H}{\ln(S)} \quad (3)$$

式中, N_i 为样方中第*i*个物种的记录数量, N 为各样方中植物的总数量。

1.4 土壤样品收集和测定

在各大样方采用五点取样法收集土壤样品,具体如下:选择各大样方位于东南西北中5个位置的中样方,并在各中样方随机选择5个点,各点采集20cm深土壤后均匀混合为一个土样;各大样方中的5个土壤样品带回实验室晾干后测定土壤性质。土壤样品收集与样方中植物调查同步进行。

对森林恢复响应敏感,并与植物生长密切相关的土壤性质指标被测定^[7, 9, 24]。具体分为三类:一是酸碱度关联指标,包括土壤pH、土壤有机质;二是可被利用元素含量,包括土壤速效钾、土壤速效磷、土壤碱解氮;三是总量元素,包括土壤总氮、土壤总磷,根据总氮和总磷量计算的氮磷比。以上土壤性质的测定均采用常规方法。

1.5 数据分析

对不同森林类型中植物多样性和土壤性质指标进行单因素方差分析(ANOVA),在此基础上通过LSD两两比较以确定不同自然恢复阶段的差异显著性(检验水平0.05);分别对森林恢复阶段中植物多样性和土壤性质进行曲线拟合,确定植物多样性和土壤性质的连续变化趋势;运用相关分析探索植物多样性与土壤性质的相关性,同时分析土壤性质间相关性,以Pearson相关性系数表征指标间相关性高低。以上数据分析及结果作图均使用R 4.1.2完成。

2 结果与分析

2.1 森林恢复对植物多样性的影响

热带森林恢复过程中植物多样性变化显著(图2)。在恢复早期(即正常经营橡胶林(RF)到弃管后恢复2年橡胶林(RF2))阶段,植物多样性和Shannon-Wiener多样性指数均显著增加($P < 0.05$,图2);在恢复的中后期(RF2之后阶段),恢复30年次生林(SF30)中物种丰富度和Shannon-Wiener多样性指数均最高,其显著高于其他阶段($P < 0.05$,图2)。恢复10年次生林中物种丰富度显著高于两种橡胶林、60年次生林和成熟林($P < 0.05$,图2)。总体而言,植物丰富度和Shannon-Wiener多样性指数随森林恢复表现出先升高后降低趋势,在恢复30年达到最高值,在恢复60年后表现出相对稳定性(图2)。

正常经营橡胶林中Simpson多样性显著低于其他林型($P < 0.05$,图2),但其他森林类型间差异不显著($P > 0.05$,图2);对Pielou均匀度指数,弃管后恢复2年橡胶林、10年次生林、30年次生林、60年次生林和成熟林间差异不显著($P > 0.05$,图2),但它们均显著高于正常经营橡胶林($P < 0.05$,图2)。

2.2 森林恢复对土壤性质影响

森林恢复对土壤性质的影响显著。弃管后恢复2年的橡胶林土壤pH显著高于其他森林类型($P < 0.05$,图3),但其他林型间差异不显著($P > 0.05$,图3)。成熟林具有最高土壤有机质含量,尽管其与60年次生林间差异不显著,但其显著高于其他林型($P < 0.05$,图3)。整个恢复过程土壤有机质呈现先降低后增加趋势(图3)。

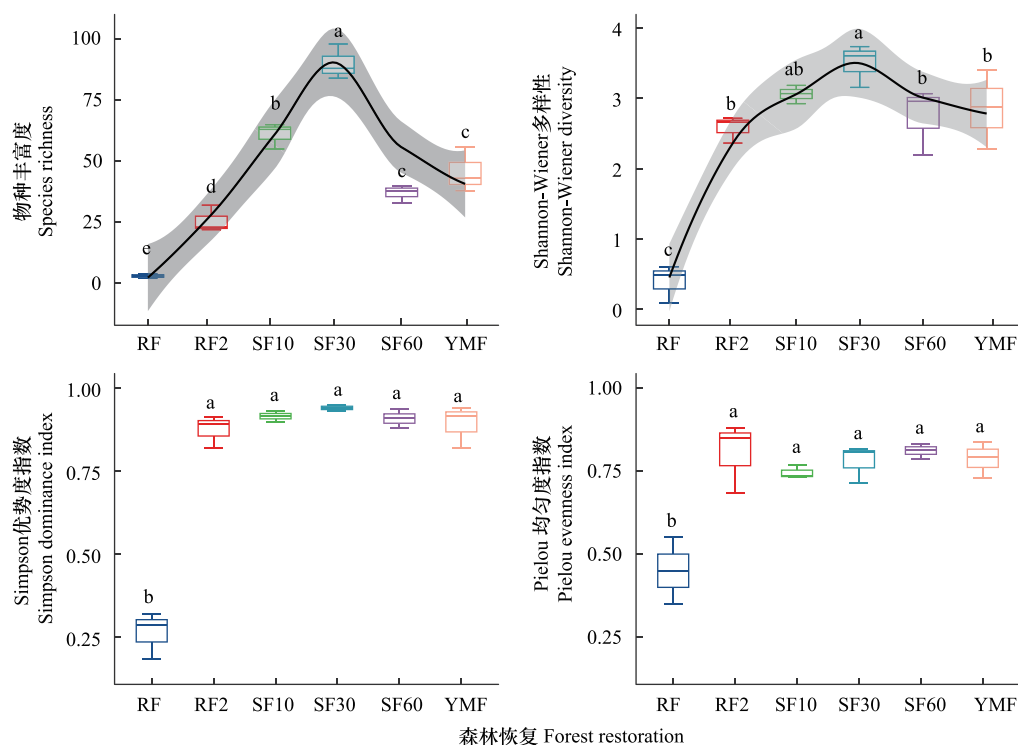


图2 森林恢复过程中植物多样性变化

Fig.2 Changes in plant diversity during forest restoration

箱式图上不同小写字母表示差异显著性($P < 0.05$),黑色拟合曲线显示指标变化趋势;RF:正常经营橡胶林;RF2:弃管后恢复2年橡胶林;SF10:恢复10年次生林;SF30:恢复30年次生林;SF60:恢复60年次生林;YMF:成熟林

对土壤有效养分,各森林类型间土壤速效钾未有显著差异($P > 0.05$,图3),但土壤速效磷和碱解氮变化显著,弃管后恢复2年橡胶林中土壤速效磷和碱解氮含量显著低于成熟林($P < 0.05$,图3)。除弃管后恢复2年橡胶林外,其他林型间土壤速效磷和碱解氮含量差异不显著($P > 0.05$,图3)。森林恢复过程中土壤速效磷与土壤有机质、速效钾和碱解氮均表现为显著正相关($P < 0.05$,图4)。

对土壤总量元素,弃管后恢复2年橡胶林中土壤总氮显著低于30年次生林、60年次生林和成熟林($P < 0.05$,图3),但与正常经营橡胶林和10年次生林差异不显著($P > 0.05$,图3),总体表现为先下降后升高趋势(图3)。正常经营橡胶林中土壤总磷显著高于其他森林类型($P < 0.05$,图3);尽管弃管后恢复2年橡胶林与10年次生林、3年次生林和60年次生林间总磷含量差异不显著,但明显高于成熟林($P < 0.05$,图3),随森林恢复土壤总磷表现为下降趋势(图3)。次生林与成熟林间总磷和氮磷比的差异不显著($P > 0.05$,图3),但成熟林氮磷比高于两种橡胶林($P < 0.05$,图3),氮磷比总体呈现增加趋势(图3)。

2.3 森林恢复下植物多样性与土壤性质关系

物种丰富度、Simpson 优势度、Shannon-Wiener 多样性和 Pielou 均匀度与土壤 pH 和土壤有机质均未表现出显著相关性($P > 0.05$,图4);对于土壤有效养分,所有植物多样性指标与土壤速效钾、速效磷和碱解氮均未表现出显著相关性($P > 0.05$,图4);对于土壤总量元素,所有植物多样性指标与土壤总氮和氮磷比相关性不显著($P > 0.05$,图4),但物种丰富度、Simpson 优势度、Shannon-Wiener 多样性与土壤总磷相关性均达到显著水平($P < 0.05$,图4),表且现为负相关关系,表明森林恢复中植物多样性与土壤总磷关系密切。

3 结论与讨论

3.1 森林恢复过程中植物多样性变化

植物丰富度在森林恢复过程中表现为先增加后降低趋势,与前人结果类似^[12, 25]。在恢复早期,尤其是本

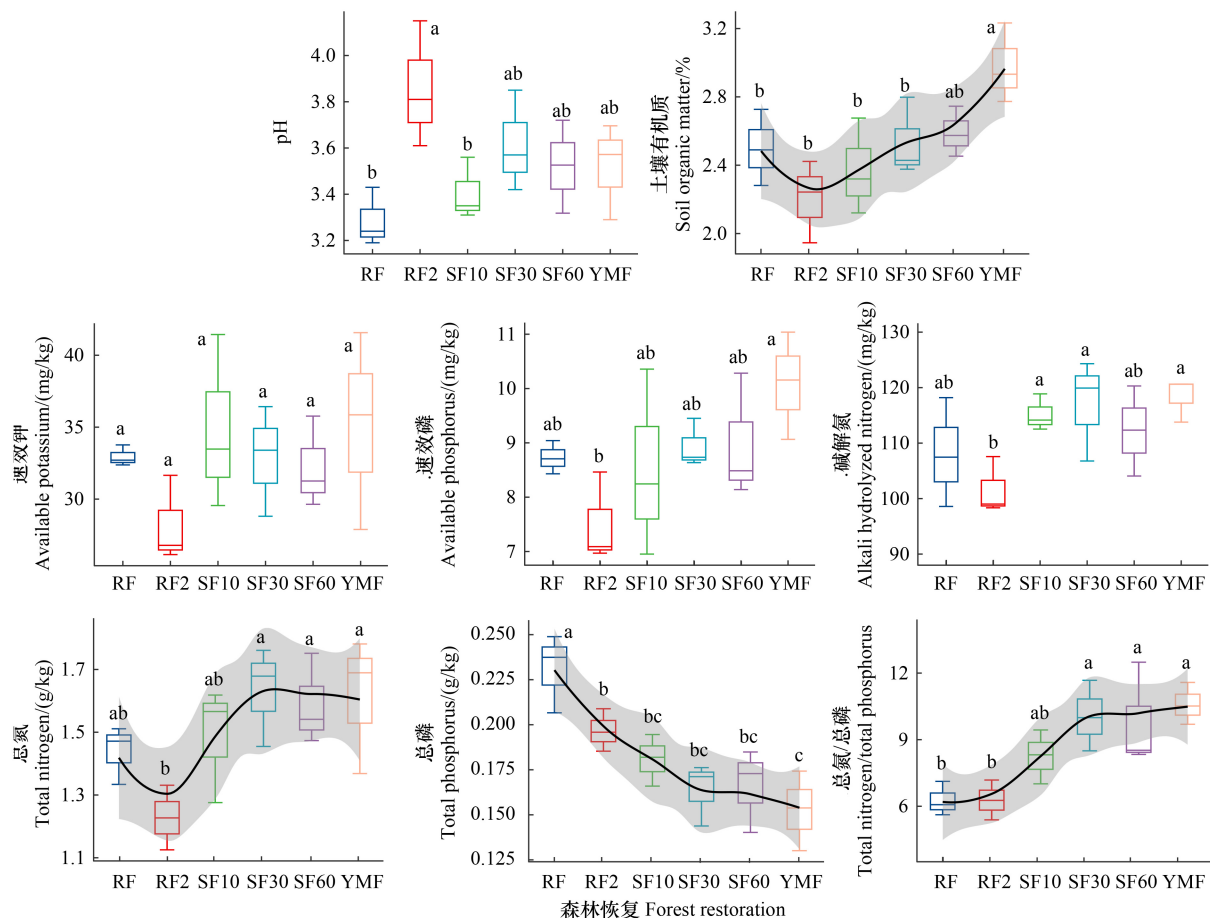


图3 森林恢复过程中土壤性质变化

Fig.3 Changes in soil properties during forest restoration

箱式图上不同小写字母表示差异显著性 ($P < 0.05$), 黑色拟合曲线显示指标变化趋势

研究中的恢复起点橡胶林中植物种类单一,在人为放弃管理后林下植被快速生长,且热带地区充足光照和降水量保障了植物所需资源,物种间竞争压力小^[6],而且土壤中存在大量植物种子^[26],这些因素共同促进了植物种类和个体数量的快速提升,同时升高了 Shannon-Wiener 多样性指数。然而,本研究发现在恢复 30 年次生林中物种丰富度和 Shannon-Wiener 多样性指数均达到最大值,在恢复 60 年次生林中植物多样性与成熟林中相似,这与前人发现森林恢复 50 年后植物多样性达到稳定水平的结果相近^[6]。物种丰富度和 Shannon-Wiener 多样性达到最高值后的下降是由种间竞争和资源存量共同决定^[6],前期恢复过程已使森林中长成高大乔木,并形成了浓密林冠结构,大树更容易获取光照和土壤养分等生存必需资源,而林下植物由于资源匮乏和激烈竞争而逐渐消失^[13, 23]。

森林恢复过程中的 Simpson 优势度和 Pielou 均匀度指数表现出一致趋势,即恢复早期明显低于中后期,但中后期差异不显著,前人研究发现 Simpson 优势度和 Pielou 均匀度指数随恢复过程未发生显著变化^[12],不同与本研究结果,这主要由恢复起点不同所致。以橡胶林为恢复起点,其物种组成简单且生态位分化不明显,因而表现极低物种优势度和均匀度;但恢复中后期新物种的长成使森林已能区分优势和非优势物种,森林中生态位分化明显,同时各物种依据生态位分化和资源分配而使个体数量达到较平衡状态^[13, 27],因而物种优势度和均匀度差异不显著。相比体现物种分类特征的物种丰富度和 Shannon-Wiener 多样性指数, Simpson 优势度进一步体现了植物群落中优势物种的有无, Pielou 均匀度体现了不同物种的空间分布情况,这些指标的差异性反映了森林恢复过程中物种组成、数量和分布的复杂性和动态性,是生态系统恢复阶段和环境条件变化的结果。

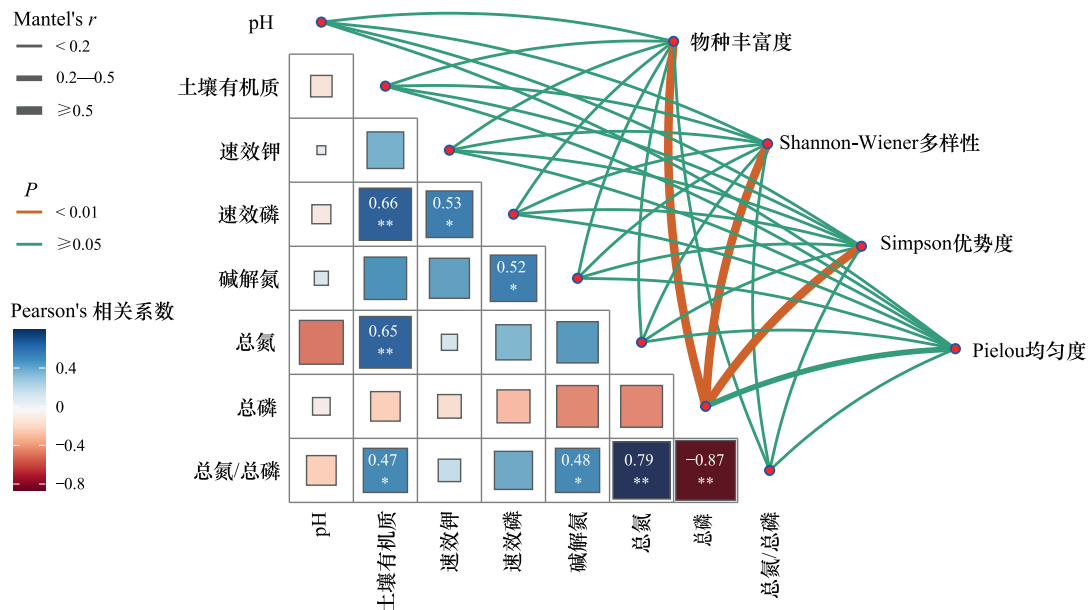


图4 森林恢复过程中植物多样性与土壤性质关系

Fig.4 Relationship between plant diversity and soil properties during forest restoration

3.2 森林恢复过程中土壤性质变化

在恢复的早期土壤有机质、速效磷、速效钾和碱解氮均表现为降低趋势,不同于前人发现的森林恢复增加土壤有机质和土壤速效养分的结果^[9, 28],主要原因是恢复起点的设置不同。具体来说,以次生林为恢复起点的自然恢复中凋落物分解和根系分泌物等过程可对土壤养分进行补充^[6, 9, 17],进而增加土壤有机质和速效养分,这与本研究中森林恢复中后期呈现的结果类似。然而,本研究以橡胶林为恢复起点,在弃管后恢复2年的早期阶段两个重要因素将引起土壤有机质和速效养分的降低:一是不再有人工施肥直接降低了土壤养分的来源;二是森林恢复早期各种先锋植物的快速生长需消耗大量土壤有机成分和速效养分,增加了消耗量,因而降低了这些土壤性质。

森林恢复过程中土壤总氮和总磷变化趋势不一致。尽管橡胶林在恢复早期由于先锋植物的生长降低了土壤总氮,但恢复中后期凋落物分解和氮沉降等过程可有效补充氮元素^[14, 29],因而恢复30年后森林中总氮均高于恢复2年橡胶林。然而,土壤总磷随森林恢复过程显现降低趋势,不同与其他森林恢复过程。本研究中土壤总磷的降低主要由于恢复过程中森林对磷元素的消耗,研究已表明大树越多的森林所需磷元素越多^[13],这可从本研究恢复中后期土壤速效磷含量显现增加趋势的规律中得到佐证,更高的土壤速效磷才能保障森林所需养分,然而被消耗的磷元素未得到有效补充,进而降低了土壤总磷含量,这表明磷元素将成为土壤中关键限制元素。

3.3 森林恢复过程中植物多样性与土壤性质关系

植物多样性与土壤性质的相互作用一直是森林恢复研究中重要议题^[6, 13, 30]。有研究认为限制森林恢复中植物多样性恢复的关键土壤因素是氮含量^[13],但也有研究发现土壤磷是关键元素^[7, 31]。本研究中植物多样性与土壤中总氮和碱解氮相关性不显著,但物种丰富度、Simpson优势度和Shannon-Wiener多样性与土壤总磷均负向相关,表明在森林恢复中植物多样性的增加会降低土壤总磷,在恢复后期土壤磷可能是限制植物多样性的重要因素,这也可从森林恢复的后期比中期具有更低的物种丰富度和Shannon-Wiener多样性得到佐证。此外,随着森林林龄增加的植物多样性促进了森林净生产力^[32—33],加速了土壤磷消耗而进一步加重了该元素对植物多样性的限制能力。

3.4 对国家公园中森林恢复管理的启示

国家公园中森林自然恢复是园区保护修复的重要原则。本研究证实在热带雨林国家公园中,以橡胶林为恢复起点的自然恢复 30 年后植物多样性将达到最大值,而后表现下降趋势;在恢复 60 年后植物多样性将达到较稳定状态,实施自然恢复的措施有效促进了植物多样性恢复,且不需过多经济投入,可实现大规模生态保护修复和节约经济成本的双重目标。尽管自然恢复后期土壤总磷可能将成为影响该地区植物多样性的重要因素,但前人研究发现在热带成熟林中采用人工补充土壤磷元素未能有效促进植物多样性,甚至降低了植物多样性^[34-35]。因此,在国家公园管理中不推荐在森林恢复中采用人工方式补充土壤磷含量,恢复中后期土壤总磷的降低对植物多样性和生态系统功能的影响效应及机制仍需进一步明确。

人工林广泛分布于国家公园和其他自然保护区中,人工林的自然恢复是一个长期的自然演替过程,在国家公园中实施自然恢复时需考虑时间成本。在有明确保护目标的国家公园中,例如大熊猫和东北虎豹国家公园,尽管自然恢复可有效恢复植被,但所需时间太长使得其对关键物种的保护效应有限,实施人工恢复促进保护修复效果是重要辅助手段。人工恢复可根据关键物种的生存环境,快速地构建物种生存和繁殖所需的植物群落特征,有效促进种群成长从而对关键物种起到较好保护效果,符合“自然恢复为主,人工恢复为辅”的原则。因此,国家公园和自然保护区中森林恢复需根据具体目标,综合考虑土壤、植被和动物等生态要素恢复特征,因地制宜制定策略以最优保护恢复成效。

致谢:感谢海南热带雨林国家公园管理局鹦哥岭分局和北京大学附属中学在野外调查工作中给与的支持。

参考文献 (References):

- [1] 欧阳志云,唐小平,杜傲,臧振华,徐卫华. 科学建设国家公园:进展、挑战与机遇. 国家公园:中英文, 2023, 1(2): 67-74.
- [2] 徐卫华,赵磊,韩梅,欧阳志云. 国家公园空间布局物种保护状况评估. 国家公园:中英文, 2023, 1(1): 11-16.
- [3] 李新婷,魏钰,张丛林,黄宝荣. 国家公园如何平衡生态保护与社区发展:国际经验与中国探索. 国家公园:中英文, 2023, 1(1): 44-52.
- [4] 王涛,高峰,王宝,王鹏龙,王勤花,宋华龙,尹常亮. 祁连山生态保护与修复的现状问题与建议. 冰川冻土, 2017, 39(2): 229-234.
- [5] 吕忠梅. 以国家公园为主体的自然保护地体系立法思考. 生物多样性, 2019, 27(2): 128-136.
- [6] Teixeira H M, Cardoso I M, Bianchi F J J A, da Cruz Silva A, Jamme D, Peña-Claros M. Linking vegetation and soil functions during secondary forest succession in the Atlantic forest. *Forest Ecology and Management*, 2020, 457: 117696.
- [7] 刘兴诏,周国逸,张德强,刘世忠,褚国伟,闫俊华. 南亚热带森林不同演替阶段植物与土壤中 N、P 的化学计量特征. 植物生态学报, 2010, 34(1): 64-71.
- [8] Allek A, Viany Prieto P, Korys K A, Rodrigues A F, Latawiec A E, Crouzeilles R. How does forest restoration affect the recovery of soil quality? A global meta-analysis for tropical and temperate regions. *Restoration Ecology*, 2023, 31(3): e13747.
- [9] 刘鸿雁,黄建国. 缙云山森林群落次生演替中土壤理化性质的动态变化. 应用生态学报, 2005, 16(11): 2041-2046.
- [10] Satdichanh M, Dossa G G O, Yan K, Tomlinson K W, Barton K E, Crow S E, Winowiecki L, Vågen T G, Xu J, Harrison R D. Drivers of soil organic carbon stock during tropical forest succession. *Journal of Ecology*, 2023, 111(8): 1722-1734.
- [11] 袁金凤,胡仁勇,慎佳泓,张磊,张晓宇,于明坚. 4 种不同演替阶段森林群落物种组成和多样性的比较研究. 植物研究, 2011, 31(1): 61-66.
- [12] Geng Q W, Arif M, Yuan Z X, Zheng J, He X R, Ding D D, Yin F, Li C X. Plant species composition and diversity along successional gradients in arid and semi-arid regions of China. *Forest Ecology and Management*, 2022, 524: 120542.
- [13] Zhang P, Lü X T, Li M H, Wu T G, Jin G Z. N limitation increases along a temperate forest succession: evidences from leaf stoichiometry and nutrient resorption. *Journal of Plant Ecology*, 2022, 15(5): 1021-1035.
- [14] Yu Q S, Ni X F, Cheng X L, Ma S H, Tian D, Zhu B, Zhu J L, Ji C J, Tang Z Y, Fang J Y. Foliar phosphorus allocation and photosynthesis reveal plants' adaptative strategies to phosphorus limitation in tropical forests at different successional stages. *Science of the Total Environment*, 2022, 846: 157456.
- [15] Bauters M, Janssens I A, Wasner D, Doetterl S, Vermeir P, Griepentrog M, Drake T W, Six J, Barthel M, Baumgartner S, Van Oost K, Makelele I A, Ewango C, Verheyen K, Boeckx P. Increasing calcium scarcity along Afrotropical forest succession. *Nature Ecology & Evolution*, 2022, 6: 1122-1131.

- [16] 李其斌, 张春雨, 赵秀海. 长白山不同演替阶段针阔混交林群落物种多样性及其影响因子. 生态学报, 2022, 42(17): 7147-7155.
- [17] 文志, 赵赫, 刘磊, 王丽娟, 欧阳志云, 郑华, 李彦旻. 基于土地利用变化的热带植物群落功能性状与土壤质量的关系. 生态学报, 2019, 39(1): 371-380.
- [18] Wen Z, Jiang Z Y, Zheng H, Ouyang Z Y. Tropical forest strata shifts in plant structural diversity-aboveground carbon relationships along altitudinal gradients. *Science of the Total Environment*, 2022, 838: 155907.
- [19] Atkinson J, Brudvig L A, Mallen-Cooper M, Nakagawa S, Moles A T, Bonser S P. Terrestrial ecosystem restoration increases biodiversity and reduces its variability, but not to reference levels: a global meta-analysis. *Ecology Letters*, 2022, 25(7): 1725-1737.
- [20] Jakovac C C, Junqueira A B, Crouzeilles R, Peña-Claros M, Mesquita R C G, Bongers F. The role of land-use history in driving successional pathways and its implications for the restoration of tropical forests. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 2021, 96(4): 1114-1134.
- [21] 杨青青, 陈小花. 海南热带雨林国家公园吊罗山植被群落物种多样性对海拔梯度的响应规律. 热带林业, 2023, 51(3): 4-8, 15.
- [22] Zheng H, Wang L J, Peng W J, Zhang C P, Li C, Robinson B E, Wu X C, Kong L Q, Li R N, Xiao Y, Xu W H, Ouyang Z Y, Daily G C. Realizing the values of natural capital for inclusive, sustainable development: informing China's new ecological development strategy. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2019, 116(17): 8623-8628.
- [23] 张春雨, 赵秀海, 赵亚洲. 长白山温带森林不同演替阶段群落结构特征. 植物生态学报, 2009, 33(6): 1090-1100.
- [24] 姜祖扬, 覃业辉, 刘季, 文志, 郑华, 欧阳志云. 海拔和林分密度对热带雨林林下植物多样性的影响. 生态学杂志, 2023, 42(5): 1049-1055.
- [25] Gadow K V, Zhang G Q, Durrheim G, Drew D, Seydack A. Diversity and production in an Afromontane Forest. *Forest Ecosystems*, 2016, 3: 15.
- [26] Wang T, Dong L B, Liu Z G. Factors driving native tree species restoration in plantations and tree structure conversion in Chinese temperate forests. *Forest Ecology and Management*, 2022, 507: 119989.
- [27] 李雪楠, 纪金华, 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. 热带亚热带植物学报, 2023. DOI: 10.11926/jtsb.4782.
- [28] 曹靖, 陈琦, 常雅军, 苗晶晶, 王婧. 甘肃兴隆山自然保护区森林演替对土壤肥力影响的评价. 水土保持研究, 2009, 16(4): 89-93, 99.
- [29] Xiong X, Zhou G Y, Zhang D Q. Soil organic carbon accumulation modes between pioneer and old-growth forest ecosystems. *Journal of Applied Ecology*, 2020, 57(12): 2419-2428.
- [30] Huang W J, Liu J X, Wang Y P, Zhou G Y, Han T F, Li Y. Increasing phosphorus limitation along three successional forests in Southern China. *Plant and Soil*, 2013, 364(1): 181-191.
- [31] Zeng H H, Wu J N, Zhu X A, Singh A K, Chen C F, Liu W J. Jungle rubber facilitates the restoration of degraded soil of an existing rubber plantation. *Journal of Environmental Management*, 2021, 281: 111959.
- [32] Chen S P, Wang W T, Xu W T, Wang Y, Wan H W, Chen D M, Tang Z Y, Tang X L, Zhou G Y, Xie Z Q, Zhou D W, Shangguan Z P, Huang J H, He J S, Wang Y F, Sheng J D, Tang L S, Li X R, Dong M, Wu Y, Wang Q F, Wang Z H, Wu J G, Chapin F S 3rd, Bai Y F. Plant diversity enhances productivity and soil carbon storage. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, 115(16): 4027-4032.
- [33] Ouyang S, Xiang W H, Wang X P, Xiao W F, Chen L, Li S G, Sun H, Deng X W, Forrester D I, Zeng L X, Lei P F, Lei X D, Gou M M, Peng C H. Effects of stand age, richness and density on productivity in subtropical forests in China. *Journal of Ecology*, 2019, 107(5): 2266-2277.
- [34] Mao Q G, Chen H, Gurmessa G A, Gundersen P, Ellsworth D S, Gilliam F S, Wang C, Zhu F, Ye Q, Mo J M, Lu X K. Negative effects of long-term phosphorus additions on understory plants in a primary tropical forest. *Science of the Total Environment*, 2021, 798: 149306.
- [35] Siddique I, Vieira I C G, Schmidt S, Lamb D, Carvalho C J R, Figueiredo R D, Blomberg S, Davidson E A. Nitrogen and phosphorus additions negatively affect tree species diversity in tropical forest regrowth trajectories. *Ecology*, 2010, 91(7): 2121-2131.