

热带森林植被生态恢复研究进展

臧润国, 丁 易

(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)

摘要: 热带森林是地球上生物多样性最高和生态功能最为强大的植被类型之一, 在维护全球生态平衡中起着至关重要的作用, 同时也为人类社会提供着多种多样的物质资源和生态系统服务。然而热带森林是目前生物多样性消失最快和生态功能退化最为严重的生态系统之一, 如何有效地保护现存的热带森林不再进一步退化, 以及如何使已经退化的生态系统尽快得到恢复是生态学工作者面临的重要议题。不同方式、规模和强度的干扰对热带林的破坏程度及其以后的恢复过程产生的影响不同。除少数大型自然干扰事件外, 采伐、刀耕火种、农业开发用地等人为干扰是造成当前热带森林植被大面积退化的主要原因。多种干扰交互作用、杂草与外来物种入侵、退化植被和土壤状况、残存植被组分及土壤种子库、退化植被周围的景观格局以及全球气候变化等因素都能够影响热带森林植被恢复的速度和方向。基于功能群的研究思想将可能为物种丰富的热带森林植被恢复的研究提供一个全新途径。

关键词: 热带森林; 植被恢复; 次生演替; 干扰体系

文章编号: 1000-0933(2008)12-6292-13 中图分类号: S944 文献标识码: A

Ecological restoration of tropical forest vegetation

ZANG Run-Guo, DING Yi

Key Laboratory of Forest Ecology and Environment, The State Forestry Administration; Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(12): 6292 ~ 6304.

Abstract: As one of the world's most important biomes, tropical forests harbor a rich array of plant and animal species and offer a wealth of goods and services to human society. Meanwhile, they have also been experiencing unprecedented severity of natural and human disturbance and suffering from ongoing deforestation. The destruction of tropical forests has imposed serious threat to the sustainable socio-economic development of the human society, such that how to effectively restore the degraded tropical forests has become one of the most urgent issues in the current biodiversity conservation. Land-use history interacts with natural forces to influence the severity of disturbance events and the rate and mode of recovery processes in tropical forests. The catastrophic natural disturbances, such as hurricane, fire, volcano, and flood, usually impact the tropical forests severely, but with very long return intervals. The main causes of tropical deforestation are several types of anthropogenic disturbances, such as logging, shifting cultivation, agricultural land exploitation, etc. The recovery process and rate of the anthropogenically-disturbed vegetation are obviously different from that of the naturally-disturbed vegetation. Compared with the community composition, the restoration rate of community structure is relative faster. Among the factors which relate to this pervasive change of tropical forests, those that influence the rate or even direction of ecological restoration include multiple disturbances and their interactions, inhabitation or competition of herbs and invasive species,

基金项目: 国家自然科学基金重点资助项目(30430570)

收稿日期: 2007-08-02; **修订日期:** 2008-03-25

作者简介: 臧润国(1963~), 男, 山东诸城人, 博士, 研究员, 主要从事森林生态学研究. E-mail: zangrun@caf.ac.cn

Foundation item: The project was financially supported by Key Project of National Natural Science Foundation of China (No. 30430570)

Received date: 2007-08-02; **Accepted date:** 2008-03-25

Biography: ZANG Run-Guo, Ph. D., Professor, mainly engaged in forest ecology. E-mail: zangrun@caf.ac.cn

the actual vegetation and soil conditions, residual vegetation components, landscape matrix around the degraded vegetation, and global climate change. In order to improve our understanding of vegetation restoration in tropical forests, the following were needed to be conduct further. The long-term data from established permanent plots can be used to generate hypotheses as objectives of short-term studies and allow analysis of vegetation responses to climate variation in the face of the ongoing global change. Apart from plants, other biota should also be studied during the secondary succession of vegetation. Because of expanding plantation in tropical regions, how to conserve biodiversity and restore ecological functioning in such artificially-constructed ecosystems will be a new topic in the future vegetation ecology studies. Our ability of predicting the direction of vegetation recovery on disturbed lands will be greatly improved when coupling with landscape is considered. The key point of ecological restoration is how to restore the ecological functioning of biodiversity. So studies based on functional groups could help us to better understand the ecological restoration process of the extremely high diversity tropical forest vegetations.

Key Words: tropical forests; vegetation restoration; secondary succession; disturbance regime

作为地球陆地上物种最为丰富、结构最为复杂的森林生态系统,热带林在保护生物多样性、维持全球碳氧平衡、养分循环和调节气候变化等方面具有重要作用^[1,2]。热带林中丰富的木材、食物、药物等资源同时也是人类生产和生活的重要组成部分^[3]。据估计,地球上 50% 的物种生活在热带林中^[4]。在某些热带林 1hm² 的群落中,胸径≥10cm 树木的物种数量可达到 250 种^[5],而 0.5km² 的婆罗洲或亚马逊的热带雨林中所拥有的树种数和欧洲、北美洲和亚洲温带森林的树种总和相当^[6]。如何维持如此高的生物多样性一直是生物学和进化理论研究的重点问题,为此也产生了大量理论成果。

然而随着上世纪人口快速增长导致的对资源和农业土地需求的增加以及极端气候的变化,大面积的原始热带林被采伐、火烧或者转变为农业用地^[3,7]。热带森林的消失不仅直接导致地球生物多样性的减少和丧失,同时热带地区土地覆盖的改变也影响了全球气候和碳平衡格局^[8]。越来越多的证据表明,从未被人为干扰过的原始热带森林正在由于这些气候变化和温室效应的发生而经历着物种组成和群落结构的改变^[9,10]。人类引起的土地覆盖和利用的改变是当前热带林面积不断减少的最主要原因^[3],而且其恢复过程和速度明显不同于自然干扰后的森林恢复格局^[11]。到 2000 年,约 60% 的热带林属于退化生态系统,其中包括次生林、退化原始林以及退化林地^[11]。

自 1985 年首次明确提出恢复生态学的概念以来,恢复生态学已经成为国际生态、环境学界的重要研究分支之一^[12]。生态恢复中的一个关键成分是生物体,而森林植被是多数陆地生物赖以生存的最基本要素,因而植被的恢复一直是恢复生态学研究中的核心问题和首要解决目标^[12]。热带地区包含丰富多样的生物资源和环境条件,但同时也具有不同类型、强度和频度的干扰体系。与其它地区的生态恢复相比较,热带林在恢复方向、时间、途径、过程等方面均具有更多的独特之处。例如高的生物多样性使得热带林对外界干扰具有较高的抵抗力,而且充沛的水热条件可以保证受到轻度干扰的热带林具有较快的恢复速度和潜力。然而强度干扰后的热带林将会由于雨水冲刷而形成严重的水土流失,土壤的脆弱性导致热带林难以恢复到干扰前的生物多样性水平。随着热带原始林面积的减少,以及近年来工业化和城市化进程的加快使得次生林在热带森林面积的比重逐渐增加,如何恢复那些被人类破坏的热带林退化生态系统以及如何保护现有天然热带林和次生林具有重要的科学价值和现实意义。然而目前对于热带林的生态学研究主要集中于热带原始林,而对于干扰后的热带林植被恢复的研究较少^[13]。随着热带原始林或者老龄林面积的逐渐减少,次生林在提供资源以及生态系统服务功能方面的作用将不断提高,因而以热带林次生演替为主的恢复生态学已经成为当今热带林生态研究的热点^[11,14]。相对于传统的造林,热带林植被生态恢复更加强调了植被生态系统所具备的生态功能。

1 热带森林植被多为干扰后的次生林

干扰是热带地区广泛存在的事件,而且干扰在不同空间和时间尺度上影响着热带林的物种组成和群落结

构^[14~16]。干扰类型、持续时间、频率等干扰格局显著影响当前热带林的结构和功能特征。随着对热带林了解和研究的深入,许多被认为是未经干扰的原始林实际上是干扰后恢复的次生林^[1, 11, 13, 17]。例如在墨西哥 Yucatan 的原始林其实是玛雅人利用过后而恢复的次生林^[18]。在喀麦隆,目前大面积采伐的原始林同样也是来源于 300a 前刀耕火种弃耕地自然恢复后形成的群落^[19]。在巴拿马的 Barro Colorado Island 原来被许多生态学者认为是原始的热带森林后被证实为 300a 前人为干扰后的次生林,而且目前仍处于恢复阶段^[20]。由于在热带地区自然和人为干扰无所不在,因而目前很难存在真正意义上的没有经历干扰的热带林。在现代热带林生态学研究,“干扰/恢复”范式已经逐步取代“稳定/脆弱”范式,人们已经逐渐认识到所有热带林都或多或少的经历过某种程度的干扰^[12]。在这个基础上,目前热带林其实是处于不同恢复时期的演替中的森林^[11],因此某些学者建议废除热带林的原始神话(myth of virginity)的表述^[17,21]。

2 热带森林植被退化的主要干扰体系

在热带地区,小型干扰形成的林隙(gap)是森林生物多样性重要的维持机制^[15,22]。林隙的出现使得热带森林群落出现新老更替、种组变换和斑块动态的森林循环过程^[23]。但是由于林隙干扰范围有限,而且能够促进整个森林生物多样性的动态维持,因而不属于导致热带森林植被退化的干扰类型。相反,那些灾难性的大型自然干扰和日益严重的人类干扰是引起当前热带林退化的直接原因。

2.1 灾难性大型自然干扰

飓风、暴雨、火烧、滑坡、洪水、河流改道、火山喷发等大型干扰都会对森林景观格局产生重要影响^[24]。虽然这些大型干扰出现的频率较低,但是干扰面积常常能够达到数百平方公里^[25],而且某些干扰类型(如火山喷发、洪水)对生态系统的持续影响可以长达数百年^[24]。大型自然干扰对生态系统影响存在空间异质性,因此干扰后残余植被的数量、组成、空间布局等因素将影响未来群落演替的速度和方向。然而由于缺乏长期的数据支持,目前对大型低频率自然干扰及其生态学影响了解甚少^[24]。

飓风是热带地区经常出现的一种自然干扰类型,而且常常伴随暴雨出现^[25]。飓风对森林群落结构造成极大破坏,导致大量树木个体的死亡和受伤,增加了森林生态系统中养分流失。然而飓风对群落恢复过程中的物种组成造成影响却有限,并且通常干扰时间较短^[11]。由于多数飓风仅仅对群落上层结构造成破坏,而下层植被、土壤种子库以及受损树木个体萌生能够保证干扰过后的群落具有较高的恢复速度和原生物种的更新,因此在群落组成上也更接近于干扰前水平^[11],在某些情况下甚至增加了群落物种多样性^[25]。

虽然多数热带林终年常绿,但是热带雨林依然具有较高的火灾发生频率,而且火也是许多热带地区的重要干扰历史要素^[26,27]。例如许多热带干旱林退化为热带稀树草原就与火的发生有关^[28]。随着近年来全球气候变暖,火对热带林的影响进一步增加,例如在 1997~1998 年厄尔尼诺影响下,干旱气候引发的火烧造成了东南亚和拉丁美洲 2000 万 hm^2 的热带林的消失^[27]。火不仅直接破坏热带林的生态系统,而且由于森林面积的减少和树木的燃烧加剧了热带林中碳储量的减少^[27]。如果火烧次数过于频繁,许多恢复群落中的物种种群将由于没有恢复到能够自我维持的水平而有可能在下次火烧后丧失^[11]。洪水、河流改道和火山喷发对森林恢复影响要远大于飓风和火烧等干扰类型。这些大尺度高强度干扰后的森林恢复过程将更接近于原生演替^[11,29],因而其恢复速度极其缓慢。例如在秘鲁的泛滥平原,低地雨林恢复到干扰前森林的物种组成需要超过 300a 的时间^[30]。而在厄瓜多尔的 El Reventador,洪水后恢复 500a 的森林中的物种多样性依然低于周围原始林^[31]。

2.2 森林采伐

森林采伐是热带原始林面积减少和物种丧失的主要原因之一^[32,33]。热带亚洲 47%、热带非洲 32% 和热带美洲 21% 的次生林是来源于森林采伐后的恢复植被^[13]。例如在印度尼西亚,有 2300 万 hm^2 的次生林属于森林采伐后的恢复植被^[34]。若考虑日益猖獗的木材盗伐行为,森林采伐面积将可能进一步提高。例如最近通过改进的遥感空间分析技术发现,许多认为未被采伐过的森林其实也属于被径级择伐后恢复的森林^[35]。森林采伐不仅直接导致森林面积的减少和生境的丧失,同时也加快了伐后林遭受进一步干扰的可能性。在亚

马逊流域,森林采伐过程中修建的道路提供了到达森林的便捷通道,从而导致采伐过的森林遭受进一步的人为干扰^[36]。

由于采伐方式、强度、间隔时间等的不同,森林采伐对于森林生态系统的结构、功能和生物多样性的影响存在较大变化^[11]。商业性采伐严重的破坏了森林结构,但是采伐后的热带雨林中仍拥有较高的树种多样性^[37]。径级择伐对森林群落结构和土壤造成的干扰较小,林下大量期前更新(advance regeneration)幼苗和种子库中的原生群落物种的种子可以保证森林采伐后的恢复,使得群落中的物种组成更接近于干扰前的水平,同时也具有较快的恢复速度。在印度尼西亚的 West Kalimantan 地区的龙脑香林中,择伐后恢复的树木个体数、物种数、Fisher's 指数经过约 15a 时间即可达到干扰前水平^[38]。在法属圭亚那,采伐后的森林表现出物种增加的趋势,因而支持了中度干扰假说^[39]。然而在马达加斯加岛采伐后恢复森林中却发现,采伐显著的降低了物种丰富度和多样性,另外入侵种妨碍了本地种的更新,因而森林采伐 150a 后的物种多样性仍没有得到恢复^[40]。

森林采伐中采伐倒木和机械设备对森林树木和土壤的影响也是值得关注。在亚马逊东部热带林中,虽然径级择伐只移除森林中 1%~2% 的胸径大于 10cm 的个体,但是有 26% 的个体在采伐过程中死亡或者损伤,林冠盖度也几乎下降一半^[41]。在某些采伐后的森林中,道路可占到森林面积的 8%^[41]。木质藤本在森林采伐后能够大量更新而显著地抑制树木幼苗的更新和生长,因而采伐前的藤本砍伐是热带林木材经营的重要措施之一^[42]。在玻利维亚的木质藤本森林(liana forest)中,木质藤本砍伐 2a 后,78% 的树木无木质藤本攀附,而未经过木质藤本砍伐的对照样地中,仅有 13% 的树木无木质藤本攀附^[42]。

2.3 刀耕火种

作为一种重要的人为干扰类型和最古老的农业生产方式^[43],刀耕火种广泛存在于各热带地区^[1]。据统计,35% 的美洲热带林、70% 的非洲热带林和 49% 的亚洲热带林年消失量来源于刀耕火种^[2]。刀耕火种包括了一个较短时间(2~3a)的作物种植阶段和一个较长(10~15a)的次生林自然恢复阶段。这两个阶段及其时间分配是决定刀耕火种是否具有可持续性的关键因素^[43]。在一定干扰强度下,由于刀耕火种弃耕地面积较小,而且土地利用时间较短,群落恢复速度快于一般的农业弃耕地^[14]。除反复次数决定刀耕火种弃耕地群落恢复以外,土壤养分状况、与居住区距离远近以及人口数量和土地空间等都能够影响刀耕火种使用次数,从而进一步影响弃耕后的群落恢复速度^[1,2,44]。

由于采伐物火烧后增加了养分释放,因而初期农作物的生长具有较多的养分供给^[45]。然而过多的土壤养分也促进了草本植物的生长^[46],来源于草本植物的竞争是导致农作物产量下降和耕作停止的重要原因之一^[43]。除草能够在极短时间内减少对农作物的影响,然而反复的除草过程却导致了草本植物数量的进一步增加^[47]。森林砍伐后引起的土壤气候环境变化以及火烧引起的土壤温度增加导致种子库中的种子和萌生个体大量死亡^[48]。例如在哥斯达黎加,刀耕火种减少了土壤种子储存量的 63%,其中 24% 的损失来源于采伐物的自然风干时期,另外 39% 的损失则来源于火烧导致的种子死亡^[45]。在云南西双版纳热带林中,刀耕火种不仅减少了土壤种子库中种子数量和组成结构,同时也提高了耐火烧种子的比例^[48]。树木种子的死亡增加了弃耕地土壤种子库中的草本植物比重^[47]。在亚马逊流域,刀耕火种停止后的第 1 年恢复植被中的物种以草本为主,但是随后阳性物种的建立和萌生个体的生长使得刀耕火种弃耕地群落恢复进入木本植物阶段^[46,49]。由于许多热带物种具有萌生能力^[50],因而一次性的刀耕火种弃耕地恢复群落中的后期种能够在演替初期存在于弃耕地恢复植被中^[49]。

在刀耕火种弃耕地长期演替过程中,物种数量、群落高度和生物量不断增加,而密度逐渐减少^[46,49,51,52]。由于演替过程中大量先锋种的进入和快速生长,物种数量、胸高断面积和生物量等在早期增加迅速,但后期阶段由于较长寿命的先锋种死亡而减慢了积累速度。例如 Kennard^[53]通过对玻利维亚 Chiquitanfa 的刀耕火种弃耕地 50a 的植被恢复动态研究发现,5a 的恢复群落中的树种数量即达到原始林物种丰富度的 75%,胸高断面积经过 23a 达到原始林的 75%,林冠高度需要大约 20~40a 达到原始林的 75%。50a 恢复群落中个体密度

则是原始林的 2 倍,但是多以小径级个体为主,而缺乏大径级($\text{dbh} \geq 20\text{cm}$)个体^[53]。在亚马逊中部,一次性的刀耕火种弃耕地恢复群落在早期恢复阶段群落中个体密度为原始林的 1 倍,25a 后个体密度接近原始林水平^[52]。虽然恢复群落在 25a 后可达到原始林生物量的 50%,但是却需要 175a 才能达到原始林生物量的 75%^[52]。在委内瑞拉和哥伦比亚的 Rio Negro 地区,刀耕火种弃耕地需要 20 ~ 40a 即可到达原始林物种数量,而达到原始林胸高断面面积和生物量水平则需要大约 190a^[51]。墨西哥的 Yucatan 热带干旱林中,刀耕火种弃耕地恢复群落经过 12 ~ 25a 可到达原始林生物量的 50%,而到达干扰前则需要 55 ~ 95a^[54]。

然而对于多次的刀耕火种弃耕地,森林群落恢复速度则更加缓慢。例如在亚马逊中部,3 个长期土地利用的刀耕火种弃耕地样地群落结构和生物量构成比例明显不同于一次性刀耕火种弃耕地恢复群落^[52]。长期土地利用后恢复群落中木质藤本、萌生个体以及小径级个体的生物量比例增加,而棕榈生物量比例减少,因而这 3 个样地的生物量分别比回归方程预计值低 35%、14% 和 5%^[52]。在印度尼西亚的 West Kalimantan 热带雨林中,弃耕地恢复速度与刀耕火种次数密切相关^[44]。

2.4 毁林农业开发用地

20 世纪中期,大面积的美洲热带林砍伐后开发作为牧场或者农业生产用地。但随着国家经济结构的调整,工业化和城市化的进程促进了农业撂荒地大面积的增加。与刀耕火种弃耕地相比,毁林开发后的农业弃耕地面积更大,使用时间更长,因而其恢复过程更加缓慢^[55]。通常牧场撂荒地的群落恢复时间约为 40 年^[56,57],但是由于干扰强度、类型、杂草或者某些先锋种的生物学特征的不同使得恢复时间差异大。例如波多黎各的牧场撂荒地恢复过程中由于草本植物的存在,早期 10 ~ 15a 的恢复速度缓慢^[55]。而在巴西亚马逊,轻度放牧强度的群落恢复到森林需要 100a 时间^[55]。另外某些先锋种生物学特性的差异不仅能够影响群落更新速度,同时也改变了恢复群落中的物种组成^[59]。

土地撂荒前的农业生产使用时间也是决定农业弃耕地植被恢复速度的重要指标。例如在墨西哥 Los Tuxtlas 地区,农业弃耕地恢复群落的年平均地上生物量增加量与农业土地利用时间呈强烈的负相关^[60]。在哥斯达黎加,通常使用几年后即停止放牧,因而 16 ~ 18a 的农业撂荒地恢复群落在胸高断面面积、个体密度和小径级个体物种数等方面已接近老龄林^[61]。但是在波多黎各,由于放牧时间通常持续数十年,因而恢复群落达到老龄林群落结构水平需要 25 ~ 30a^[57]。

不同的农业土地利用方式虽然影响了物种多样性和群落结构的恢复速度,但对物种组成影响更大。例如在波多黎各 Luquillo 试验林区内,Zimmerman 等^[62]认为土地利用方式没有改变恢复群落的物种丰富度和结构特征,但是影响了物种组成。在波多黎各的喀斯特地区,咖啡种植园撂荒后的恢复群落中物种的组成比撂荒牧场恢复群落更具有稳定性^[63]。由于农业弃耕地自然恢复速度缓慢,物种组成的改变和大量老龄林物种的补充困难将影响到次生林在生物多样性保育和生态功能等方面的作用,因此许多研究者建议重新引入老龄林物种,特别是那些具有大种子的后期种^[64,65]。

3 热带林植被恢复基本特征其主要理论

最初人们对热带林干扰后恢复过程的了解主要来源于小尺度的刀耕火种弃耕地植被恢复^[14],而且多集中在较短时期内的植被恢复过程,而对不同干扰类型以及更长时间跨度的植被恢复动态了解甚少^[66]。特别是树木较长的生命周期使得许多热带林的恢复过程极为漫长,例如生物量和物种丰富度的恢复时间通常需要几十年^[54, 57, 60],而物种组成恢复过程则是世纪过程^[14, 51, 66]。这些长期植被的生态学过程使得热带林植被恢复生态学难以通过长期定位观测来获取基本数据资料^[67]。尽管热带森林生态系统面临不同的干扰类型、频度、强度和持续时间,但是热带森林的植被恢复仍然可以发现一个基本规律^[11]。在热带林干扰后的植被演替过程中,存在一个“短寿命先锋种-长寿命先锋种-后期种”^[1,66]演替过程,或者是“草本灌木-短寿命阳性树种-长寿命阳性高大树种-老龄林耐阴种”^[14]的基本演替规律。但是这个森林植被恢复的基本规律常常会因为某些其他因素而影响,在某些情况下甚至出现停滞或者倒退现象。

生态学中的演替理论是热带森林植被生态恢复研究的最主要理论体系。其它生态学理论,如限制性因子

理论、生态位理论、种群密度制约及分布格局理论、生态适应性理论、植物入侵理论、斑块-廊道-基质理论等^[68]均能够很好的应用于热带林植被恢复研究中。先锋种对于热带林恢复具有重要的作用,而 Rees 等^[69]提出的演替多样性(successional diversity)理论能够很好阐明先锋种的存在机制。先锋种依靠其高的繁殖力和远距离传播能力,使其能够在竞争力比它们强的顶级种到达之前迅速占领新干扰后的地段,即竞争-占据权衡(competition-colonization tradeoff)。根据中度干扰假说理论,干扰能够促进生态系统中的养分释放。因而先锋种的另一个途径是当资源条件丰富时,它们迅速生长从而暂时超过顶级种(即使是在先锋种与顶级种都同时到达近期干扰后生境的情况下),即演替生态位(successional niche)。早期恢复过程中,那些与物种种子散布、幼苗建立相关的生态学理论对于揭示恢复过程中的物种变化具有重要指导意义。例如 Janzen-Connell 假说能够很好的解释种子和幼苗死亡率与同种成年大树距离之间的负相关性^[15]。中性理论(neutral theory)^[70]很好的解释了热带地区生物物种扩散规律,因而对于干扰生境中的物种组成和多度变化规律解释具有很好的启发作用。热带林植被恢复过程中的物种更替现象大多可以利用生态位理论进行说明。但是在热带林植被恢复过程中常常可以发现某些演替先锋种也能够稳定的老龄林中存在,而生活史策略的发展性变动(developmental shift in life history strategy)^[69]则能够巧妙的阐述先锋种的这些续存机制。

4 热带森林植被生态恢复的影响因素分析

4.1 多种干扰及其交互作用

在自然界,不同干扰事件常常同时或者先后对热带林的植被恢复产生影响^[11]。例如飓风不仅破坏森林群落结构,造成大量树木死亡或者损伤^[25]。同时伴随飓风的暴雨也严重破坏森林土壤结构和养分状况,而且暴雨导致的山地滑坡也常常导致大面积的森林遭受破坏^[71]。与只遭受飓风干扰后的植被恢复相比,飓风后的森林火灾能够显著的降低植被恢复速度^[72]。

人为干扰后的森林对进一步的自然干扰存在不同的反应。例如采伐后的森林更容易遭受森林火灾^[73,74]和生物入侵^[40],因而其植被恢复过程和单纯森林采伐后的恢复群落存在显著差异。在萨摩亚遭受龙卷风袭击的热带雨林中,与飓风干扰后未经历火烧的恢复群落相比较,飓风干扰后的火烧显著的减缓了群落更新速度^[72]。但是另一方面,某些次生林对飓风的干扰却具有较强的抵抗能力。例如在澳大利亚东北部的低地中,台风对老龄林的破坏强度高于采伐后恢复的群落^[75]。显然群落内树木个体高度、树木构造型、林冠形状等方面的差异使得次生林比老龄林具有更强的抵抗飓风能力。

4.2 杂草和外来种入侵

在许多热带地区,干扰生境中的杂草和入侵种的大量更新能够显著的抑制森林恢复速度^[1, 58, 64]。例如非洲西部低强度干扰农业弃耕地中,由于禾本科植物 *Pennisetum purpureum* 和莎草科植物 *Acanthus pubescens* 的存在,森林恢复速度缓慢,甚至低于南美洲的严重干扰生境^[76]。在巴拿马,农业弃耕地中外来入侵杂草 *Saccharum spontaneum* 显著的减少了更新森林的物种数量,而通过遮阴和修剪处理则能够提高幼苗萌发、存活和生长^[64,77]。大量草本植物的存在不仅与树木竞争土壤养分和水分,同时也增加了火灾发生的可能^[27]。有研究表明,火烧可减少凋落物层中 85% 和土壤表层中 60% 的种子数量^[78]。农业弃耕地中杂草入侵导致的火烧能够抑制树木种子萌发和个体萌生能力,减少物种丰富度和改变物种组成^[77,79]。因此如何消除农业弃耕地草本植物对群落演替抑制是许多热带林植被恢复中需要解决的重要问题^[76,80]。

如今外来种已经是许多热带次生林中的重要组成部分^[7]。波多黎各 Humacao 市的农业弃耕后恢复的次生林中,外来物种比例为 14%^[63]。波多黎各的另一地区 Luquillo,外来物种比例为 9%^[8]。而在波多黎各的喀斯特地区,次生林群落中外来物种的比例则高达 20%^[3]。外来物种的入侵通常改变生态系统的养分循环过程,从而逐渐改变群落的物种组成和动态过程。外来入侵种同样也影响森林采伐后的物种多样性恢复速度。例如 Brown 和 Gurevitch 在马达加斯加发现,外来种的入侵导致采伐迹地经过 150a 的恢复仍没有达到干扰前的物种多样性水平^[40]。

4.3 干扰区域的植被和立地条件

尽管干扰类型、强度和频度在很大程度上决定植被恢复的速度和方向^[11, 13, 14],但是立地条件、植被类型

和土壤状况却能够在大地理尺度下影响植被恢复速度。热带干旱林树木生长速度低于热带雨林,但是干旱林群落高度小、结构比热带雨林简单^[82],因而更具有恢复到干扰前群落水平的潜力^[83]。另外,热带干旱林树木具有较大的根冠比,无性繁殖更加普遍^[84],因此也提高了群落恢复速度^[63]。例如玻利维亚 Chiquitanía 热带干旱林中,刀耕火种弃耕地恢复速度就高于其它热带林植被恢复速度^[53]。

热带林生态系统中的养分循环迅速。土壤肥力和物理结构能够显著的影响人为干扰后的植被恢复速度^[11]。例如在亚马逊流域,区域内的植被恢复速度差异主要与干扰方式有关,而区域之间的植被恢复速度差异则来源于土壤肥力的不同^[45]。哥斯达黎加具有更高的土壤肥力,因而其破坏后的低地雨林恢复速度高于亚马逊流域^[61]。在波多黎各 Humacao 的两种具有不同养分条件的土壤类型中,冲积土上恢复群落有更大的胸高断面积和更多外来种,而火成土上恢复群落中的物种多样性更高^[80]。在刀耕火种弃耕地恢复过程中,土壤肥力高的弃耕地植被恢复更快,特别是大树的径级生长与土壤肥力关系密切,而且土壤肥力也在一定程度上决定了刀耕火种反复次数^[44]。

4.4 残存植被组分

森林植被恢复除依赖于先锋种子的传播之外,干扰过后的残存植被组分(如存活树木个体、土壤种子库、萌生植株等)对于群落次生演替具有重要的作用^[11,14],而且残存植被的多少、结构组成以及空间格局常常与干扰类型、强度和频度紧密联系^[86]。

土壤种子库被认为是一个潜在的群落体系^[15]。那些依靠土壤种子库中的种子萌发形成的群落更接近原生植被,因此更利于退化生态系统的植被恢复和生物多样性保育。但是某些干扰强度过大或者干扰时间过长的地段,土壤种子库中的物种组成发生巨大变化^[11]。例如在云南西双版纳的次生林中,土壤种子库含有更多的草本物种^[87]。土壤种子库中过多的草本对于森林恢复具有较高的抑制作用。然而对于退化的坡地植被恢复,种子库中萌发的草本植物形成的地表覆盖却能够有效的减少土壤侵蚀。例如在位于坡地的刀耕火种弃耕地恢复群落中,初期演替阶段一定草本盖度有利于树木幼苗的更新^[88]。在埃塞俄比亚的 Southern Wello 地区,种子库中的大量禾本科和莎草科草本植物萌发后能够有效的减少坡度的土壤侵蚀^[89]。相对于农业土地利用方式,土壤种子库对森林采伐后的植被恢复作用更大,因而森林采伐后恢复群落中的物种组成更能够接近干扰前的水平。

萌生是许多树木个体的一种重要适应特征^[50],广泛存在于地球上各种植被类型中^[90]。萌生个体能够在干扰后迅速占据生境,提高了群落恢复速度,并通过增加土地覆盖而减少了水土流失,因而萌生对于干扰后的植被恢复具有重要作用^[11,14,65,91]。刀耕火种弃耕地群落恢复过程中,萌生个体似乎更具有优势。例如南美洲刀耕火种弃耕地 3a 恢复群落中,萌生个体比例为 54%^[47]。在巴拉圭,刀耕火种恢复群落中 59% 的小径级个体($DBH < 5\text{cm}$)来源于萌生^[92]。随着刀耕火种轮作次数的增加,萌生个体在群落中所占比例增加^[93]。海南岛多次刀耕火种弃耕地初期恢复群落中,萌生个体密度和胸高断面积均达到总数的 80% 以上^[88]。Gehring 等^[52]同样发现多次刀耕火种弃耕地恢复群落中的萌生个体比例更高。随着群落的演替和自疏过程,萌生个体在群落中的优势度逐渐减少^[52,92]。

除种子库和萌生个体外,干扰立地残存的大径级个体或者那些具有快速占据能力且生长迅速的个体对于植被恢复的作用也引起研究者的注意^[11,14,94]。通常这些残存个体的存在能够为散布的种子提供较好的萌发条件(例如遮光、增加土壤湿度等)^[95],即形成树岛(tree islands)^[56],从而避免干扰生境中强光和高温导致种子的存活力下降^[65]。同时这些干扰立地残存的个体的果实也能够吸引鸟类、蝙蝠等动物的活动,增加了种子传播^[96],从而提高了恢复群落中的物种多样性^[97]。

4.5 退化植被周围的景观格局

干扰生境周围的原生植被存在与否、群落类型、物种构成和距离的远近等景观格局要素在退化森林生态系统恢复过程中扮演重要的角色^[98]。原生植被可为干扰生境提供种源、改善森林边缘的小气候环境、提供动物传播媒介等,因此能够加速植被恢复过程或者影响群落演替方向。例如在波多黎各 Luquillo 试验森林中,

1936 年到 1988 年恢复的次生林主要位于距离原生森林植被和河岸区域的 100m 范围内^[99]。而在帕劳共和国 (Republic of Palau) Babeldaob 中, 同样超过 92% 恢复森林位于距离原生植被 100m 范围之内^[100]。

由于热带林树木种子多通过动物传播^[1], 多数热带林树木种子散布距离有限。对于那些干扰强度过大的生境, 缺乏种子散布是影响森林更新的最重要的限制因子^[101,102]。与森林距离的增加将减缓干扰恢复群落的演替速度^[103]。例如通过农业弃耕地种子雨的研究发现, 仅有 0.3% 的森林树木种子能够散布到森林边缘 4m 以外的弃耕地中^[104]。种子库中的幼苗密度和物种数量同样也表现出随着与森林距离的增加而逐渐减少的规律^[104]。在巴拿马农业弃耕地, 随着与森林边缘距离的增加, 种子补充数量逐渐减小^[79]。在哥伦比亚农业弃耕地中, 幼苗在距离森林 20m 的数量就下降到几乎为零^[105]。在非洲农业弃耕地中, 原始林物种种子散布极为匮乏, 种子雨中原始林物种种子比例低于 1%^[106]。有研究表明, 许多原始林物种的种子可以在干扰生境中萌发并生长^[64]。因而在许多热带林的恢复过程中, 人为增加种子输入可能是提高次生林恢复的有效方法之一^[65]。

4.6 全球气候变化等其它原因

土地覆盖和利用的变化以及工业化进程已经导致大气温度不断升高, 由此产生的全球气候变化不仅影响现存原始林的物种组成和群落结构^[9,10], 同样也影响干扰群落的恢复过程^[107]。许多研究表明, 厄尔尼诺-南方涛动 (ENSO) 活动年份导致的干旱增加了热带树木的死亡率, 减少了林冠树木补充数量^[108,109]。在热带地区, 快速生长先锋种对短期的水分亏缺敏感。例如 1997 ~ 1998 的 ENSO 活动年份中, 婆罗洲 East Kalimantan 热带林中的早期先锋种 *Macaranga* 树木个体死亡率高达 65%^[109]。特别是大径级个体在 ENSO 活动年份中的死亡率要高于正常年份^[107]。因此气候变化通过热带次生林的个体存活和生长对群落的组成和结构产生影响, 从而加速热带次生林树木生长和演替速度^[107]。然而并不是所有的森林恢复速度均增加, 乌干达的 Kibale 国家公园内 30a 的恢复群落个体的胸高断面积低于期望值^[110]。与此同时, 树木的开花结实等物候过程也受到气候变化的影响^[111]。因而在全球气候变化背景下的群落演替过程中, 输入种子组成的改变必将影响恢复群落中的物种组成、种群结构和物种竞争能力。

5 热带林植被恢复研究展望

在现阶段, 一方面不断增加的人口对土地以及木材资源需求的增长将导致更多的热带林遭到砍伐或破坏^[3,7]; 另一方面随着经济全球化, 特别是许多热带国家不断加快其工业化进程使得更多的农业土地被遗弃, 大面积的农业用地将逐步被次生林所取代^[112]。因而在今后相当长的时期内, 次生林将是热带地区的最主要植被类型。虽然最近对热带次生林的生态学过程了解不断深入, 但是仍然有许多工作值得做进一步深入。一是目前多数热带林植被恢复研究是基于空间代替时间的取样方法, 而真正基于固定样方的研究则较少^[113]。由于树木的生命周期较长, 因而热带次生林固定样地的建立和管理是一个长期的过程。目前少量通过固定样地研究热带林次生演替过程已经得出许多重要成果^[67,107,110]。例如通过分析中美洲建立的固定样地数据, Chazdon 等^[113] 和 van Breugel 等^[114] 揭示了那些通过空间替代时间方法不能获取群落内部个体补充和死亡的动态过程。相信随着时间的推移, 这些固定样地所提供的信息将有助于我们更深入的了解热带林次生演替动态的过程和格局变化。二是热带林次生林研究区域有待于进一步扩展。虽然地球陆地上的热带雨林具有丰富的物种数量和复杂的群落结构, 然而不同热带地区热带林在动植物区系和干扰类型等方面存在许多不同点^[115]。例如亚洲雨林拥有独特的龙脑香科植物, 而美洲雨林中分布更多的凤仙花科植物以及棕榈植物^[115]。虽然热带林植被恢复过程存在一定的共同特征^[1,14,66], 但是由于各热带地区具备自区系特征, 因此每个热带区域次生林演替过程都可能有其独特途径。三是目前热带植被恢复过程多数只局限于植物动态或者基本环境因子, 例如土壤、光照、小气候, 而对与树木个体生长息息相关的土壤微生物、动物或者其它非生物因子对森林群落演替的动态变化及其影响关注较少。作为生态系统的一部分, 地下生物和非生物环境对于地上生物体竞争、存活和生长等方面具有决定性作用^[116]。四是随着全球气候变化的加剧, 热带林次生林恢复研究将必须考虑全球变化这个大的背景。例如有研究表明, 区域气候的变化已经导致群落次生演替恢复速度降

低^[110],而且增加了次生林演替过程中的树木死亡率^[107]。五是热带地区的人工林作为一种有效的恢复途径能够在短期有效的增加土地覆盖,同时也能够产生一定的经济价值和保护价值^[117,118]。但是人工林资源利用后的生态恢复将是今后一个值得关注的内容^[119]。例如人们迫切需要知道补植演替后期物种是否能够有效的改善人工林群落结构、组成和生态功能。因而基于物种个体水平的生态适应性研究将能够更好的促进目前热带人工林的生物多样性保育和植被恢复^[120]。六是景观格局和过程对于生态恢复具有极为重要的作用^[100]。因此基于景观尺度下的研究将能够更好的分析植被恢复过程中物种建立的生态学过程,从而提高对群落未来恢复方向的预见性。

相对于森林植被结构的快速恢复而言,森林群落物种组成的恢复是最值得关注和研究的内容^[14,113]。某些关键物种或功能群对于整个生态系统维持具有决定性作用,因而物种组成的改变意味着恢复群落生态系统功能的改变。目前有关热带林的植被恢复已经从单纯的研究物种多样性和群落结构转向对物种功能性状的研究。面对热带森林中如此之多的物种,基于功能群的研究思想将可能为热带林植被恢复研究提供一个全新的途径。然而与草地生态系统不同的是,热带林生态系统中难以采用精确的控制试验来分析不同功能群数量和构成以及功能群内的物种组成和数量对生态系统功能的作用。目前为止,热带林的功能群划分依据多是采用间接的生物形态学指标(例如生长型、种子大小和传播方式、木材密度、潜在高度、个体寿命)、演替位置和繁殖特性等。从物种功能特征出发将便于人们找到群落动态的普遍规律^[121]。随着对热带森林物种基本生物学研究的积累和深入,基于植物功能性状的生态学研究将能够更准确的把握热带森林植被恢复的功能特征变化,从而找出生态恢复过程中关键物种组合或者功能群。同时新技术(如遥感)的应用也将从更大尺度上研究热带森林植被结构和功能特征的恢复机理^[122]。相信随着热带林植被恢复在全球环境保护方面的重要性日益体现,将有更多的学科和专业人员加入到热带林植被恢复研究中来。这些植被恢复生态学研究将会为今后的生物多样性保育和可持续发展提供重要的科学依据^[123~125]。

References:

- [1] Richards P W. The Tropical Rain Forest: An Ecological Study. 2 ed. Cambridge: Cambridge University Press, 1996.
- [2] Whitmore T C. An Introduction to Tropical Rain Forests. 2 ed. Oxford: Oxford University Press, 1998.
- [3] Lewis S L. Tropical forests and the changing earth system. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 2006, 361: 196—210.
- [4] Wilson E O. The Diversity of Life. Cambridge: Harvard University Press, 1992.
- [5] Leigh Jr. E G, Priya D, Dick W C, *et al.* Why do some tropical forests have so many species of trees? *Biotropica*, 2004, 36: 447—473.
- [6] Wright S J. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, 2002, 130: 1—14.
- [7] Wright S J. Tropical forests in a changing environment. *Trends in Ecology and Evolution*, 2005, 20: 553—560.
- [8] DeFries R S, Houghton R A, Hansen M C, *et al.* Carbon emissions from tropical deforestation and regrowth based on satellite observations for the 1980s and 1990s. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 2002, 99: 14256—14261.
- [9] Laurance W F, Oliveira A A, Laurance S G, *et al.* Pervasive alteration of tree communities in undisturbed Amazonian forests. *Nature*, 2004, 428: 171—175.
- [10] Phillips O L, Baker T R, Arroyo L, *et al.* Pattern and process in Amazon tree turnover, 1976—2001. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 2004, 359: 381—407.
- [11] Chazdon R L. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2003, 6: 51—71.
- [12] Peng S L, Lu H F. Some key points of restoration ecology. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23: 1249—1257.
- [13] Brown S, Lugo A E. Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology*, 1990, 6: 1—32.
- [14] Guariguata M R, Ostertag R. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*, 2001, 148: 185—206.
- [15] Zang R G, An S Q, Tao J P, *et al.* Mechanism of Biodiversity Maintenance of Tropical Forests in Hainan Island. 2004, Beijing: Science Press.
- [16] Sheil D, Burslem D F R P. Disturbing hypotheses in tropical forests. *Trends in Ecology and Evolution*, 2003, 18: 18—26.
- [17] Clark D B. Abolishing virginity. *Journal of Tropical Ecology*, 1996, 12: 735—739.

- [18] Gómez-Pompa A, Flores J S, Sosa V. The 'pet kot': a man-made tropical forest of the Maya. *Interciencia*, 1987, 12: 10—15.
- [19] Van Gernerden B S, Olff H, Parren M P E, *et al.* The pristine rain forest? Remnants of historical human impacts on current tree species composition and diversity. *Journal of Biogeography*, 2003, 30: 1381—1390.
- [20] Knight D H. A phytosociological analysis of species-rich tropical forest on Barro Colorado Island, Panama. *Ecological Monographs*, 1975, 45: 259—284.
- [21] Whitmore T C. Tropical rain forest dynamics and its implications for management. In: Gómez-Pompa A, Whitmore T C, Hadley M eds. *Rain Forest Regeneration and Management*. Lancaster & Paris: Pathenon Publishing & UNESCO, 1991. 67—89.
- [22] Zang R G, Liu J Y, Dong D F. Gap dynamics and forest biodiversity. Beijing: China Forestry Publishing House, 1999.
- [23] Zang R, Tao J, Li C. Within community patch dynamics in a tropical montane rain forest of Hainan Island, South China. *Acta Oecologica*, 2005, 28: 39—48.
- [24] Turner M G, Dale V H. Comparing large, infrequent disturbances: what have we learned? *Ecosystems*, 1998, 1: 493—496.
- [25] Vandermeer J, Granzow de la Cerda I, Boucher D, *et al.* Hurricane disturbance and tropical tree species diversity. *Science*, 2000, 290: 788—791.
- [26] Sanford R L, Saldarriaga J, Clark K E, *et al.* Amazon rain forest fires. *Science*, 1985, 322: 53—55.
- [27] Cochrane M A. Fire science for rainforests. *Nature*, 2003, 421: 913—919.
- [28] Perez-Garcia E A, Meave J A. Coexistence and divergence of tropical dry forests and savannas in southern Mexico. *Journal of Biogeography*, 2006, 33: 438—447.
- [29] Salo J, Kalliola R, Häkkinen I, *et al.* River dynamics and the diversity of Amazon lowland forest. *Nature*, 1986, 322: 254—258.
- [30] Terborgh J, Petren K. Development of habitat structure through succession in an Amazonian floodplain forest. In: Bell S S, McCoy E D, Mushinsky H R. eds. *Habitat Structure: the Physical Arrangement of Objects in Space*. New York: Chapman & Hall, 1991. 28—46.
- [31] Pitman N C A, Cerón C E, Reyes C I, *et al.* Catastrophic natural origin of a species-poor tree community in the world's richest forest. *Journal of Tropical Ecology*, 2005, 21: 559—568.
- [32] Laurance W F, Albernaz A K M, Fearnside P M, *et al.* Deforestation in Amazonia. *Science*, 2004, 304: 1109.
- [33] Curran L M, Trigg S N, McDonald A K, *et al.* Lowland forest loss in protected areas of Indonesian Borneo. *Science*, 2004, 303: 1000—1003.
- [34] Kartawinata K, Riswan S, Gintings A N, *et al.* An overview of post-extraction secondary forests in Indonesia. *Journal of Tropical Forest Science*, 2001, 13: 621—638.
- [35] Asner G P, Knapp D E, Broadbent E N, *et al.* Selective logging in the Brazilian Amazon. *Science*, 2005, 310: 480—482.
- [36] Laurance W F. Tropical logging and human invasions. *Conservation Biology*, 2001, 15: 4—5.
- [37] Cannon C H, Peart D R, Leighton M. Tree species diversity in commercially logged Bornean rainforest. *Science*, 1998, 281: 1366—1368.
- [38] Slik J W F, Verburg R W, Keßler P J A. Effects of fire and selective logging on the tree species composition of lowland Dipterocarp forest in East Kalimantan, Indonesia. *Biodiversity and Conservation*, 2002, 11: 85—98.
- [39] Molino J F, Sabatier D. Tree diversity in tropical rain forests: a validation of the intermediate disturbance hypothesis. *Science*, 2001, 294: 1702—1704.
- [40] Brown K A, Gurevitch J. Long-term impacts of logging on forest diversity in Madagascar. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 2004, 101: 6045—6049.
- [41] Uhl C, Vieira I C G. Ecological impacts of selective logging in the Brazilian Amazon: a case study from the Paragominas region of the state of Pará. *Biotropica*, 1989, 21: 98—106.
- [42] Pérez-Saliciup D R, Claros A, Guzmán R, *et al.* Cost and efficiency of cutting lianas in a lowland liana forest of Bolivia. *Biotropica*, 2001, 33: 324—329.
- [43] Hauser S, Norgorver L. Slash-and-burn agriculture, effects of. In: Levin S A. ed. *Encyclopedia of Biodiversity*. San Diego: Academic Press, 2001. 269—284.
- [44] Lawrence D. Erosion of tree diversity during 200 years of shifting cultivation in Bornean rain forest. *Ecological Applications*, 2004, 14: 1855—1869.
- [45] Ewel J J, Berish C, Brown B, *et al.* Slash and burn impacts on a Costa Rican wet forest site. *Ecology*, 1981, 62: 816—829.
- [46] Uhl C. Factors controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonia. *Journal of Ecology*, 1987, 75: 377—407.
- [47] Uhl C, Clark H, Clark K, *et al.* Successional patterns associated with slash-and-burn agriculture in the Upper Río Negro region of the Amazon Basin. *Biotropica*, 1982, 14: 249—254.
- [48] Tang Y, Cao M, Zhang J H, *et al.* The impact of slash-and-burn agriculture on the soil seed bank of *Trema orientalis* forest. *Acta Botanica Yunnanica*, 1997, 19: 423—428.

- [49] Uhl C, Jordan C F. Succession and nutrient dynamics following forest cutting and burning in Amazonia. *Ecology*, 1984, 65: 1476—1490.
- [50] Bond W J, Midgley J J. Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends in Ecology and Evolution*, 2001, 16: 45—51.
- [51] Saldarriaga J C, West D C, Tharp M L, *et al.* Long-term chronosequence of forest succession in the upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. *Journal of Ecology*, 1988, 76: 938—958.
- [52] Gehring C, Denich M, Vlek P L G. Resilience of secondary forest regrowth after slash-and-burn agriculture in central Amazonia. *Journal of Tropical Ecology*, 2005, 21: 519—527.
- [53] Kennard D K. Secondary forest succession in a tropical dry forest: patterns of development across a 50—year chronosequence in lowland Bolivia. *Journal of Tropical Ecology*, 2002, 18: 53—66.
- [54] Read L, Lawrence D. Recovery of biomass following shifting cultivation in dry tropical forests of the Yucatan. *Ecological Applications*, 2003, 13: 85—97.
- [55] Uhl C, Buschbacher R, Serrao E A S. Abandoned pastures in eastern Amazonia. I Patterns of plant succession. *Journal of Ecology*, 1988, 76: 663—681.
- [56] Zahawi R A, Augspurger C K. Early plant succession in abandoned pastures in Ecuador. *Biotropica*, 1999, 31: 540—552.
- [57] Aide T M, Zimmerman J K, Pascarella J B, *et al.* Forest regeneration in a chronosequence of tropical abandoned pastures: Implications for restoration ecology. *Restoration Ecology*, 2000, 8: 328—338.
- [58] Aide T M, Zimmerman J K, Herrera L, *et al.* Forest recovery in abandoned tropical pastures in Puerto Rico. *Forest Ecology and Management*, 1995, 77: 77—86.
- [59] Finegan B, Delgado D. Structural and floristic heterogeneity in a 30-year-old Costa Rican rain forest restored on pasture through natural secondary succession. *Restoration Ecology*, 2000, 8: 380—393.
- [60] Hughes R F, Kauffman J B, Jaramillo V J. Biomass, carbon, and nutrient dynamics of secondary forests in a humid tropical region of Mexico. *Ecology*, 1999, 80: 1892—1907.
- [61] Guariguata M R, Chazdon R L, Denslow J S, *et al.* Structure and floristic of secondary and old-growth forest stands in lowland Costa Rica. *Plant Ecology*, 1997, 132: 107—120.
- [62] Zimmerman J K, Aide T M, Rosario M, *et al.* Effects of land use management and a recent hurricane on forest structure and composition in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. *Forest Ecology and Management*, 1995, 77: 65—76.
- [63] Rivera L W, Aide T M. Forest recovery in the karst region of Puerto Rico. *Forest Ecology and Management*, 1998, 108: 63—75.
- [64] Hooper E R, Condit R, Legendre P. Responses of 20 native tree species to reforestation strategies for abandoned farmland in Panama. *Ecological Applications*, 2002, 12: 1626—1641.
- [65] Vieira D L M, Scariot A. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restoration Ecology*, 2006, 14: 11—20.
- [66] Finegan B. Pattern and process in neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession. *Trends in Ecology and Evolution*, 1996, 11: 119—124.
- [67] Verburg R, van Eijk-Bos C. Effects of selective logging on tree diversity, composition and plant functional type patterns in a Bornean rain forest. *Journal of Vegetation Science*, 2003, 14: 99—110.
- [68] Ren H, Peng S L, Lu H F. The restoration of degraded ecosystems and restoration ecology. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24: 1760—1768.
- [69] Rees M, Condit R, Crawley M, *et al.* Long-term studies of vegetation dynamics. *Science*, 2001, 293: 650—655.
- [70] Hubbell S P. Neutral theory and the evolution of ecological equivalence. *Ecology*, 2006, 87: 1387—1398.
- [71] Guariguata M R. Landslide disturbance and forest regeneration in the upper Luquillo Mountains of Puerto Rico. *Journal of Ecology*, 1990, 78: 814—832.
- [72] Hjerpe J, Hedenås H, Elmqvist T. Tropical rain forest recovery from cyclone damage and fire in Samoa. *Biotropica*, 2001, 33: 249—259.
- [73] Cochrane M A, Schulze M D. Fire as a recurrent event in tropical forests of the eastern Amazon: effects on forest structure, biomass, and species composition. *Biotropica*, 1999, 31: 2—16.
- [74] Nepstad D C, Verissimo A, Alencar A, *et al.* Large-scale impoverishment of Amazonian forests by logging and fire. *Nature*, 1999, 398: 505—508.
- [75] Grove S J, Turton S M, Siegenthaler D T. Mosaics of canopy openness induced by tropical cyclones in lowland rain forests with contrasting management histories in northeastern Australia. *Journal of Tropical Ecology*, 2000, 16: 883—894.
- [76] Chapman C A, Chapman L J. Forest restoration in abandoned agricultural land: a case study from East Africa. *Conservation Biology*, 1999, 13: 1301—1311.
- [77] Hooper E, Legendre P, Condit R. Barriers to forest regeneration of deforested and abandoned land in Panama. *Journal of Applied Ecology*, 2005, 42: 1165—1174.

- [78] van Nieuwstadt M G L, Sheil D, Kartawinata K. The ecological consequences of logging in the burned forests of East Kalimantan, Indonesia. *Conservation Biology*, 2001, 15: 1183 — 1186.
- [79] Hooper E R, Legendre P, Condit R. Factors affecting community composition of forest regeneration in deforested, abandoned land in Panama. *Ecology*, 2004, 85: 3313 — 3326.
- [80] Chinea J D. Tropical forest succession on abandoned farms in the Humacao Municipality of eastern Puerto Rico. *Forest Ecology and Management*, 2002, 167: 195 — 207.
- [81] Aide T M, Zimmerman J K, Rosario M, *et al.* Forest recovery in abandoned cattle pastures along an elevational gradient in northeastern Puerto Rico. *Biotropica*, 1996, 18: 537 — 548.
- [82] Bullock S H, Mooney H A, Medina E. eds. *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge: Cambridge University Press, 1995.
- [83] Murphy P G, Lugo A E. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1986, 17: 67 — 88.
- [84] Vieira D L M, Scariot A, Sampaio B A, *et al.* Tropical dry — forest regeneration from root suckers in Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 2006, 22: 353 — 357.
- [85] Moran E F, Brondizio E, Tucker J M, *et al.* Effects of soil fertility and land-use on forest succession in Amazônia. *Forest Ecology and Management*, 2000, 139: 93 — 108.
- [86] Turner M G, Barker W L, Peterson C J, *et al.* Factors influencing succession: lessons from large, infrequent natural disturbances. *Ecosystems*, 1998, 1: 511 — 523.
- [87] Cao M, Tang Y, Zhang J H, *et al.* Storage and dominants in soil seed banks under the tropical forests of Xishuangbanna. *Acta Botanica Yunnanica*, 1997, 19: 177 — 183.
- [88] Ding Y, Zang R G. Community characteristics of early recovery vegetation on abandoned lands of shifting cultivation in Bawangling of Hainan Island, South China. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2005, 47: 530 — 538.
- [89] Tekle K, Bekele T. The role of soil seed banks in the rehabilitation of degraded hillslopes in Southern Wello, Ethiopia. *Biotropica*, 2000, 32: 23 — 32.
- [90] Vesik P A, Westoby M. Sprouting ability across diverse disturbances and vegetation types worldwide. *Journal of Ecology*, 2004, 92: 310 — 320.
- [91] Bellingham P J, Sparrow A D. Resprouting as a life history strategy in woody plant communities. *Oikos*, 2000, 89: 409 — 416.
- [92] Kammesheidt L. The role of tree sprouts in the restoration of stand structure and species diversity in tropical moist forest after slash-and-burn agriculture in Eastern Paraguay. *Plant Ecology*, 1998, 139: 155 — 165.
- [93] Lawrence D. Biomass accumulation after 10 — 200 years of shifting cultivation in Bornean rain forest. *Ecology*, 2005, 86: 26 — 33.
- [94] Holl K D. Do bird perching structures elevate seed rain and seedling establishment in abandoned tropical pasture? *Restoration Ecology*, 1998, 6: 253 — 261.
- [95] Ferguson B G, Vandermeer J, Morales H, *et al.* Post-agricultural succession in El Petén, Guatemala. *Conservation Biology*, 2003, 17: 818 — 828.
- [96] Zahawi R A, Augspurger C K. Tropical forest restoration: tree islands as recruitment foci in degraded lands of Honduras. *Ecological Applications*, 2006, 16: 464 — 478.
- [97] Toh I, Gillespie M, Lamb D. The role of isolated trees in facilitating tree seedling recruitment at a degraded sub-tropical rainforest site. *Restoration Ecology*, 1999, 7: 288 — 297.
- [98] Li M H, Peng S L, Shen W J, *et al.* Landscape ecology and restoration of degraded ecosystems. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23: 1622 — 1628.
- [99] Thomlinson J R, Serrano M I, López T, *et al.* Land — use dynamics in a post-agricultural Puerto Rican landscape (1936 — 1988). *Biotropica*, 1996, 18: 525 — 536.
- [100] Endress B, Chinea J D. Landscape patterns of tropical forest recovery in the Republic of Palau. *Biotropica*, 2001, 33: 555 — 565.
- [101] Holl K D. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate, and soil. *Biotropica*, 1999, 31: 229 — 242.
- [102] Wijdeven S M J, Kuzee M E. Seed availability as a limiting factor in forest recovery processes in Costa Rica. *Restoration Ecology*, 2000, 8: 414 — 424.
- [103] Duncan R S, Duncan V E. Forest succession and distance from forest edge in an afro-tropical grassland. *Biotropica*, 2000, 32: 33 — 41.
- [104] Cubiña A, Aide T M. The effect of distance from forest edge on seed rain and soil seed bank in a tropical pasture. *Biotropica*, 2001, 33: 260 — 267.
- [105] Aide T M, Cavelier J. Barriers to lowland tropical forest restoration in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Restoration Ecology*, 1994, 2: 219 — 229.
- [106] Duncan R S, Chapman C A. Seed dispersal and potential forest succession in abandoned agriculture in tropical Africa. *Ecological Applications*,

- 1999, 9: 998—1008.
- [107] Chazdon R L, Brenes A R, Alvarado B V. Effects of climate and stand age on annual tree dynamics in tropical secondary-growth rain forests. *Ecology*, 2005, 86: 1808—1815.
- [108] Curran L M, Caniago I, Paoli G D, *et al.* Impact of El Niño and logging on canopy tree recruitment in Borneo. *Science*, 1999, 286: 2184—2188.
- [109] Slik J W F. El Niño droughts and their effects on tree species composition and diversity in tropical rain forests. *Oecologia*, 2004, 141: 114—120.
- [110] Chapman C A, Chapman L J. Unfavorable successional pathways and the conservation value of logged tropical forest. *Biodiversity and Conservation*, 2004, 13: 2089—2105.
- [111] Wright S J, Calderon O. Seasonal, El Niño and longer term changes in flower and seed production in a moist tropical forest. *Ecology Letters*, 2006, 9: 35—44.
- [112] Aide T M, Grau H R. Globalization, migration, and Latin American ecosystems. *Science*, 2004, 305: 1915—1916.
- [113] Chazdon R, Letcher S, van Breugel M, *et al.* Rates of change in tree communities of secondary neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2007, 362: 273—289.
- [114] van Breugel M, Bongers F, Martínez-Ramos M. Species dynamics during early secondary forest succession: recruitment, mortality and species turnover. *Biotropica*, 2007, 39: 610—619.
- [115] Primack R, Corlett R. *Tropical Rain Forests: An Ecological and Biogeographical Comparison*. Oxford: Blackwell Science Publishing, 2005.
- [116] Wardle D A, Bardgett R D, Klironomos J N, *et al.* Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science*, 2004, 304: 1629—1633.
- [117] Evans J, Turnbull J W. *Plantation Forestry in the Tropics*. 3 ed. Oxford: Oxford University Press, 2004.
- [118] Barlow J, Gardner T A, Araujo I S, *et al.* Quantifying the biodiversity value of tropical primary, secondary, and plantation forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 2007, 104: 18555—18560.
- [119] Duncan R S, Chapman C A. Consequences of plantation harvest during tropical forest restoration in Uganda. *Forest Ecology and Management*, 2003, 173: 235—250.
- [120] Wishnie M H, Dent D H, Mariscal E, *et al.* Initial performance and reforestation potential of 24 tropical tree species planted across a precipitation gradient in the Republic of Panama. *Forest Ecology and Management*, 2007, 243: 39—49.
- [121] McGill B J, Enquist B J, Weiher E, *et al.* Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 2006, 21: 178—185.
- [122] Chambers J Q, Asner G P, Morton D C, *et al.* Regional ecosystem structure and function: ecological insights from remote sensing of tropical forests. *Trends in Ecology and Evolution*, 2007, 22: 414—423.
- [123] du Toit J T, Walker B H, Campbell B M. Conserving tropical nature: current challenges for ecologists. *Trends in Ecology and Evolution*, 2004, 19: 12—17.
- [124] Sheil D, Lawrence A. Tropical biologists, local people and conservation: new opportunities for collaboration. *Trends in Ecology and Evolution*, 2004, 19: 634—638.
- [125] Lamb D, Erskine P D, Parrotta J A. Restoration of degraded tropical forest landscapes. *Science*, 2005, 310: 1628—1632.

中文文献:

- [12] 彭少麟, 陆宏芳. 恢复生态学的关键问题. *生态学报*, 2003, 23: 1249~1257.
- [15] 臧润国, 安树青, 陶建平, 等. 海南岛热带林生物多样性维持机制. 北京: 科学出版社, 2004.
- [22] 臧润国, 刘静燕, 董大方. 林隙干扰和森林生物多样性. 北京: 中国林业出版社, 1999.
- [48] 唐勇, 曹敏, 张建候, 等. 刀耕火种对山黄麻林土壤种子库的影响. *云南植物研究*, 1997, 19: 423~428.
- [68] 任海, 彭少麟, 陆宏芳. 退化生态系统恢复与恢复生态学. *生态学报*, 2004, 24: 1760~1768.
- [87] 曹敏, 唐勇, 张建候, 等. 西双版纳热带森林的土壤种子库储量及优势成分. *云南植物研究*, 1997, 19: 177~183.
- [98] 李明辉, 彭少麟, 申卫军, 等. 景观生态学和退化生态系统恢复. *生态学报*, 2003, 23: 1622~1628.