

DOI: 10.5846/stxb202101240251

丁易, 黄继红, 许玥, 臧润国. 抚育间伐对海南热带次生林地上生物量恢复的影响. 生态学报, 2021, 41(13): 5118-5127.

Ding Y, Huang J H, Xu Y, Zang R G. Effect of thinning on the aboveground biomass recovery of a secondary tropical lowland rain forest in Hainan. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(13): 5118-5127.

抚育间伐对海南热带次生林地上生物量恢复的影响

丁 易^{1,2}, 黄继红^{1,2}, 许 玥^{1,2}, 臧润国^{1,2,*}

1 中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所, 国家林业和草原局森林生态环境重点实验室, 北京 100091

2 南京林业大学南方林业创新中心, 南京 210037

摘要: 多次刀耕火种弃耕后自然恢复的热带次生林恢复速度通常较为缓慢。抚育是提高森林恢复和木材生产速度的重要营林措施, 因此利用抚育间伐的方式加快热带次生林的恢复速度是当前森林经营和保护的重要议题。基于海南岛 60 个 0.25 hm² 热带次生林样地开展了抚育间伐对比试验。研究表明, 经过 5 年的自然恢复, 30 个抚育样地和 30 个对照样地的地上生物量分别提高了 24.5% 和 13.4%, 而且抚育样地中减少的地上生物量迅速接近对照样地。抚育主要减少了清除种的地上生物量, 而提高了保留种的地上生物量。次生林经过抚育处理后, 其地上生物量的绝对增长量显著提高了 58.74%, 相对增长率显著提高了 67.93%。在抚育样地中, 地上生物量的绝对增长量和相对增长量均随着抚育强度呈现单峰曲线变化的趋势, 抚育强度在 (10±2.5)% 时地上生物量的相对和绝对增长量最高。抚育强度是影响地上生物量增长量的重要因素, 而物种多样性和功能离散度的作用较小。决定地上生物量的相对增长量最重要的因素 (负作用) 是初始生物量。本研究为我国热带次生林的未来管理提供了重要的理论基础和实践证据。

关键词: 地上生物量; 增长量; 物种分类; 抚育强度; 热带次生林

Effect of thinning on the aboveground biomass recovery of a secondary tropical lowland rain forest in Hainan

DING Yi^{1,2}, HUANG Jihong^{1,2}, XU Yue^{1,2}, ZANG Runguo^{1,2,*}

1 Research Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry; Key Laboratory of Forest Ecology and Environment of National Forestry and Grassland Administration, Beijing 100091, China

2 Co-Innovation Center for Sustainable Forestry in Southern China, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China

Abstract: Many studies have proved that human-impacted forests could still provide potential habitats for conserving biodiversity and ecosystem functioning. Protecting and actively restoring degraded tropical forests has become more important than ever under global change. The recovery rate of tropical secondary forests on abandoned lands of multiple cycles of shifting cultivation is usually slow. In improving the recovery rate and timber production in tropical forests, there is a long history in applying silvicultural treatment. Thinning is one of important forest management approach to improve forest restoration and timber production. Thus, using thinning to accelerate the recovery of tropical secondary forests is an important issue for forest management and protection. There is little empirical or experimental evidence of species-focused thinning with the goal of altering forest recovery in the tropical regions. Based on five years census data of 60 0.25 hm² permanent plots of tropical secondary forests of on Hainan Island, a thinning experiment was conducted. All species in sixty plots were classified into three groups: eliminated species, assistant species, and reserved species. Thirty plots were thinned in 2013. During the thinning treatment, all stems ≥ 5 cm DBH (diameter at breast height) of eliminated species were cut

基金项目: 中国林业科学研究院基本科研业务费专项 (CAFYBB2019ZA002, CAFYBB2020ZD002-4)

收稿日期: 2021-01-24; 修订日期: 2021-07-01

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zangrung@caf.ac.cn

(DBH<8 cm) or girdled ($8\text{ cm}\leq\text{DBH}<15\text{ cm}$). The result showed that the aboveground biomass (AGB) of 30 thinning plot and 30 control plots (no thinning treatment) increased by 24.5% and 13.4%, respectively. Moreover, the lost AGB in the thinning plots recovered rapidly and had no significant difference to the control plots. The AGB of the reserved species was increased at the expense of reducing AGB of eliminated species after thinning treatment. The absolute increment of AGB in secondary forests after thinning increased significantly by 58.74% and the relative increment by 67.93%. In the 30 thinning plots, the absolute and relative increment of AGB showed unimodal pattern with the increase of thinning intensity. The relative and absolute increment of AGB reached the highest with the thinning intensity of $(10\pm2.5)\%$. Thinning intensity was important factor affecting the increment of AGB, while species diversity and functional dispersion played less roles. The most important factor of determining the relative increment of AGB (negative effect) is the initial biomass of the secondary forests. This study confirmed that recovery rates of aboveground biomass could be accelerated. This active restoration activity would be likely successful under low thinning intensity. Our study provides important theoretical foundation and practical evidence for the future management of tropical secondary forests of China.

Key Words: aboveground biomass; increasement; species categorization; thinning intensity; tropical secondary forest

热带森林是陆地生态系统中最为重要的植被类型之一,在生物多样性保护、调节气候等方面发挥了极为重要的作用^[1]。然而由于过度的资源利用和毁林开荒,热带地区的森林面积和固碳能力不断降低^[2-3],大量的热带原始林被人为干扰后的次生林所替代。当前热带次生林的面积已经逐渐成为热带森林的主体,因而热带次生林的演替方向和恢复速度已经成为当前生态恢复和生物多样性保育领域的研究重点^[4-6]。热带老龄林在保护生物多样性方面具有不可替代的作用^[7],然而人为干扰后热带次生林在某种程度上依然具有一定的生态系统功能和保育价值^[8],因此开展热带次生林保护和修复等相关研究和实践具有重要的现实意义。

针对当前次生林恢复的现状,生态学家和林学家最为关心的问题是快速有效的提高热带次生林的林分质量和生态系统功能^[1]。由于干扰历史、立地环境、景观格局等因素,热带次生林的恢复速度存在较大的差异^[9-11],主要原因是老龄林或原始林树种进入次生林还存在以下几个方面的限制^[12]:(1)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或者原始林,因此这些物种难以通过自然扩散过程进入次生林中。(2)由于干扰后的次生林通常面临干旱或者高温胁迫,次生林中的立地环境并不适宜演替后期生态关键种的建立和生长。(3)次生林中原有的先锋种,特别是那些长寿命先锋种能够长期在次生林中生长,压缩了演替后期生态关键种在次生林中的生态位和生长空间。因此已经进入次生林的耐阴种由于这些长寿命先锋种的竞争而生长缓慢,难以进入林冠层。针对这些限制性因素,可以通过积极的人为调控措施,一方面通过抚育等森林经营措施加速树木生长速度。另一方面通过补植补造提高后期种比例,从而克服次生林中演替后期种的补充限制性,实现森林资源的快速增长和生态系统功能的快速恢复。

在各种森林经营措施中,抚育间伐被证明是一种能够加速次生林演替速度、改变演替方向的有效措施^[13-14]。通常根据树种在演替中的作用,将物种划分为清除种、辅助种和目的种,然后以保留目的种为主要目标开展抚育间伐。通过抚育能够改善林下光照水平,缓解个体竞争强度、提高细根数量^[15-16],从而加速抚育后树木个体的生长速度,并提高林分在逆境条件下的抵抗力^[17-18]。我国的次生林抚育研究主要集中在北方森林,在抚育方法、抚育强度等方面开展了大量工作^[19-25]。南方森林中抚育效果的研究主要集中在结构相对简单的针叶林^[15, 26-27],而对物种组成相对复杂的次生林的抚育研究还非常缺乏。与此同时,由于次生林通常具有一定的恢复力,因此是否需要采取主动的修复措施来提高其生态系统功能依然存在争议^[28-30]。针对以上问题,我们在海南霸王岭林区开展了热带次生林生态系统功能修复实验,以60年左右的热带次生林为研究对象,采用固定样地监测和目标物种抚育间伐相结合的方式,基于地上生物量在抚育前后及其5年的恢复过程中的变化特征,重点回答以下两个问题:(1)采用抚育间伐的修复措施是否能够显著提高热带次生林的地上生物量?修复措施是否显著改变了不同目标树种类别(清除种、辅助种和保留种)的地上生物量?(2)不

同抚育强度对热带次生林地上生物量增量的影响如何?

1 研究方法

1.1 研究地概况

研究区域位于海南西南部的霸王岭林区(18°53′—19°20′ N, 108°58′—109°53′ E)。该林区跨越昌江黎族自治县和白沙县两个行政县,总面积近 500 km²。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区域。根据昌江县霸王岭气象站 2012 年至 2018 年数据,该地区年均气温为 22.4℃,年均降水量为 2367 mm。

1.2 样地实验设计

2012 年,选择霸王岭五里桥地区相对平缓区域建立了 60 个 0.25 hm² (50 m×50 m) 的大型野外试验样地^[31]。为避开道路、河流的影响,60 个样地分布在 4 个面积不等但临近的小区内。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。每个样地之间建立了 10 m 宽的缓冲带。各样地按照空间位置编排序号 1 到 60。为准确量化抚育强度和被抚育的个体数量,在抚育之前对所有样地首先进行树木调查。在 60 个样地中,对所有胸径≥5 cm 的木本植物进行编号、物种鉴定、胸径和高度测量。胸径测量前先用红色油漆在 1.3 m 处进行标记,从而确保复查中测量同一胸径位置。按照机械抽样的方法,将序号为偶数的 30 个 0.25 hm² 样地作为抚育样地;序号为奇数的 30 个 0.25 hm² 样地作为对照未抚育样地^[32]。

1.3 树种分类和植物功能性状

依据前期在该区域开展的热带次生林演替研究^[33-35],按照演替过程中物种出现的不同阶段,将所有物种划分为 3 个类型,即清除种、辅助种和保留种^[36]。清除种多数分布在早期恢复群落中,主要是由具有较高的扩散能力和适应干扰生境的短寿命先锋种组成。保留种主要包括珍稀濒危树种、演替后期种、老龄林特有种等。介于二者之间的为辅助种。详细物种名称可参见相关文献^[36]。基于前期数据和补充测定^[32-33, 35-36],选择了 6 个功能性状计算功能离散度^[37] (FDis, functional dispersion),包括比叶面积、叶干物质含量、叶氮含量、叶磷含量、木材密度和最大潜在高度。功能离散度是指群落中每个物种的 n 维功能性状到所有种功能性状空间重心的平均距离^[37]。

$$FDis = \frac{\sum a_j z_j}{\sum a_j}$$

式中, a_j 为物种 j 的多度, z_j 为物种 j 到加权质心的距离。

1.4 抚育方法

抚育采用基于目标树种的原则,对次生林中的清除种和部分辅助种进行间伐。抚育间伐过程中,为减小对林冠层的影响并避免出现林隙,对其中胸径小于 8 cm 的清除种直接砍伐,8 cm 以上的个体采用环剥的方式。如果清除种个体胸径已经达到 15 cm,在不影响保留种生长的情况下可保留。辅助种通常保留,但如果妨碍保留木的生长则被间伐。详细的操作规程可以参考《热带次生林抚育技术规程 LY/T 2455—2015》^[38]。样地的抚育强度按照清除树木 (DBH≥5 cm) 个体的胸高断面积占原有样地胸高断面积的百分比计算。

1.5 地上生物量和统计分析

由于无法准确测定不同时期树木高度变化,因此本文使用了基于树木胸径和木材密度两个参数的地上生物量计算公式^[39],即:

$$AGB = 1.054 \times \exp[-1.13 + 2.267 \times \ln(DBH) + 1.186 \times \ln(WD)]$$

式中,AGB (aboveground biomass) 为地上生物量 (kg),DBH 为树木胸径 (cm),WD 为树木的木材密度 (g/cm³)。

使用线性混合效应模型,比较在两种不同处理方式 (抚育和未抚育)、3 个不同抚育时间 (2013 年抚育前,2013 年抚育后,及 2018 年) 地上生物量的差异。抚育处理方式和抚育时间为固定效应,样地为随机效应。通过 T 检验比较抚育样地和未抚育样地中地上生物量分别在 2013 年抚育后和 2018 年的差异。为比较 3 个不

同物种类型(即清除种、辅助种和保留种)在抚育前后的变化情况,通过 T 检验比较各类型物种在抚育前后地上生物量的变化比例差异。

为比较不同处理下地上生物量的变化情况,计算地上生物量的绝对增长量(AI_{AGB})和相对增长量(RI_{AGB})。

$$AI_{AGB} = (AGB_{t_2} - AGB_{t_1}) / (t_2 - t_1)$$

$$RI_{AGB} = (\ln(AGB_{t_2}) - \ln(AGB_{t_1})) / (t_2 - t_1)$$

式中, AI_{AGB} 为地上生物量绝对增长量(Mg/a), RI_{AGB} 为地上生物量相对增长量(Mg/a), AGB 为地上生物量(Mg/hm²), t_2 和 t_1 分别为2018年调查时间和2013年完成抚育的时间。

利用多项式回归(loess)研究不同抚育强度对地上生物量增加的影响。为探讨不同因子(抚育强度、抚育后初始地上生物量、物种丰富度、功能离散度)对地上生物量绝对增长量和地上生物量相对增长量的影响,进一步利用多元线性回归模型(lm)构建初始回归模型。然后利用R软件^[40]中的MuMIn包对模型进行筛选,最终选择deltaAIC小于2的模型,然后通过模型参数平均化后计算标准效应系数^[41]。

2 结果与分析

2.1 不同处理下的地上生物量

以处理和时间为固定效应的混合效应模型结果表明,地上生物量在3个不同时间上存在显著的差异($F = 180.71, P < 0.001$),时间和处理之间也存在显著的交互作用($F = 22.08, P < 0.001$),但处理之间的差异不显著($F = 1.69, P = 0.199$)。在抚育间伐处理之前,实验区次生林平均地上生物量为112.9 Mg/hm²(图1),虽然抚育样地在抚育前的地上生物量略低于对照样地,但差异不显著($t = 0.37, P = 0.713$)。2013年地上生物量从抚育前的111.6 Mg/hm²显著下降到99.04 Mg/hm²。经过5年的自然恢复,抚育样地的地上生物量提高了24.5%,达到了123.35 Mg/hm²;对照样地的地上生物量提高了13.4%,达到了129.5 Mg/hm²。虽然2013年抚育后的样地地上生物量显著低于对照样地($t = 2.29, P < 0.05$),但经过5年恢复后的抚育样地与对照样地的地上生物量无显著差异($t = 1.10, P = 0.276$)。

以处理、时间和不同物种类别为固定效应的混合效应模型进一步表明,各个变量及其交互效应之间均存在显著的差异($P < 0.01$)。抚育主要减少了清除种的地上生物量,而提高了保留种的地上生物量。2018年抚育后样地中的清除种显著低于对照样地($t = 6.04, P < 0.001$),而保留种($t = -0.66, P = 0.512$)和辅助种($t = 0.79, P = 0.432$)与对照样地无显著差异(图2)。

2.2 不同抚育强度等因素对地上生物量增长速度的影响

经过抚育后的次生林的地上生物量绝对增长量显著($t = -5.37, P < 0.001$)提高了58.74%,相对增长量显著($t = -4.22, P < 0.001$)提高了67.93%(图3)。在30个抚育样地中,地上生物量的绝对增长量和相对增长量均随着抚育强度呈现单峰曲线变化的趋势,抚育强度在(10±2.5)%时地上生物量的相对和绝对增长量最高(图4)。

在影响地上生物量增长量的因素中,对相对增长量解释能力更强(图5)。抚育强度是影响地上生物量绝对增长量的最重要因素,同时也显著提高地上生物量的相对增长量(图5)。物种多样性对地上生物量绝对生长量和相对生长量均表现显著的负作用,同时初始地上生物量也对地上生物量的相对增长量产生明显的负作

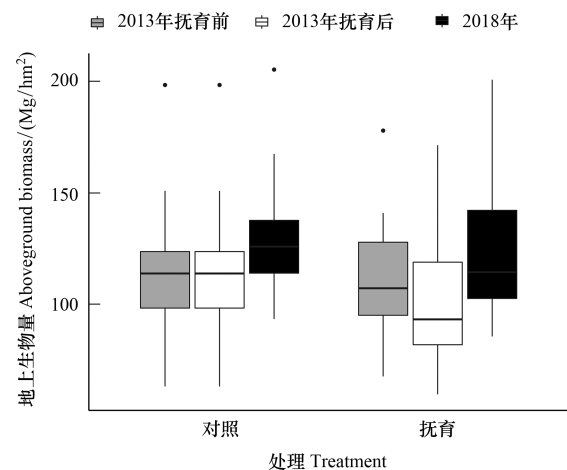


图1 海南热带次生林抚育样地与未抚育样地在3个不同时期(2013年抚育前、2013年抚育后、2018年)的地上生物量

Fig.1 The aboveground biomass in control and thinning plots over three different periods (before thinning in 2013, after thinning in 2013, 2018) in a tropical secondary forest of Hainan

用。功能离散度虽然影响了地上生物量的绝对增长量,但是负效应不显著。

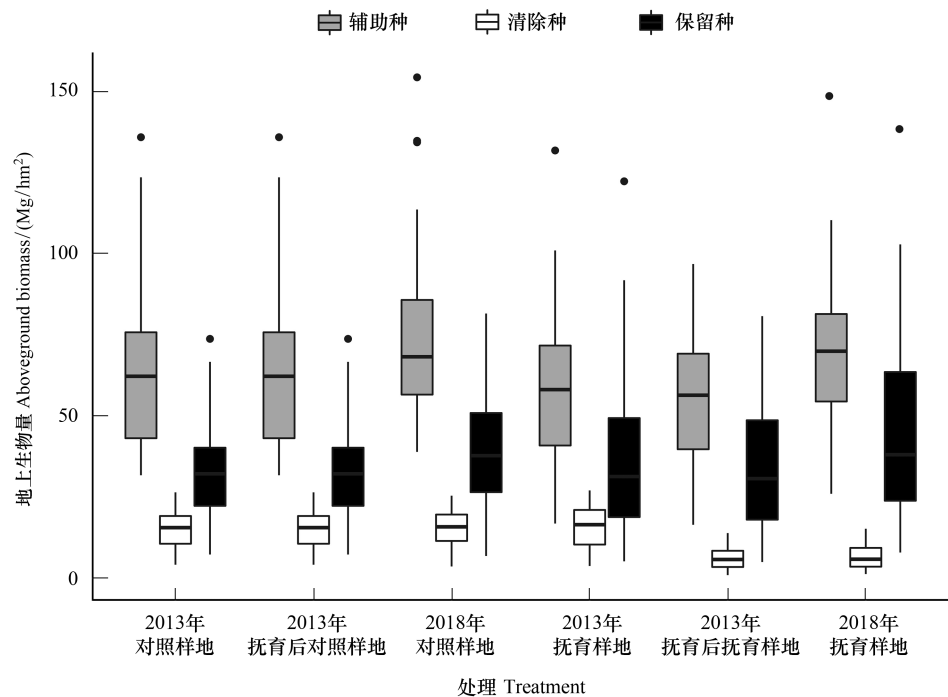


图2 海南热带次生林不同间伐抚育物种类别在抚育间伐样地与对照样地 3 个不同时期 (2013 年抚育前、2013 年抚育后、2018 年) 的地上生物量

Fig.2 The aboveground biomass of different species categories in thinning and control plots over three different periods (before thinning in 2013, after thinning in 2013, 2018) in a tropical secondary forest of Hainan

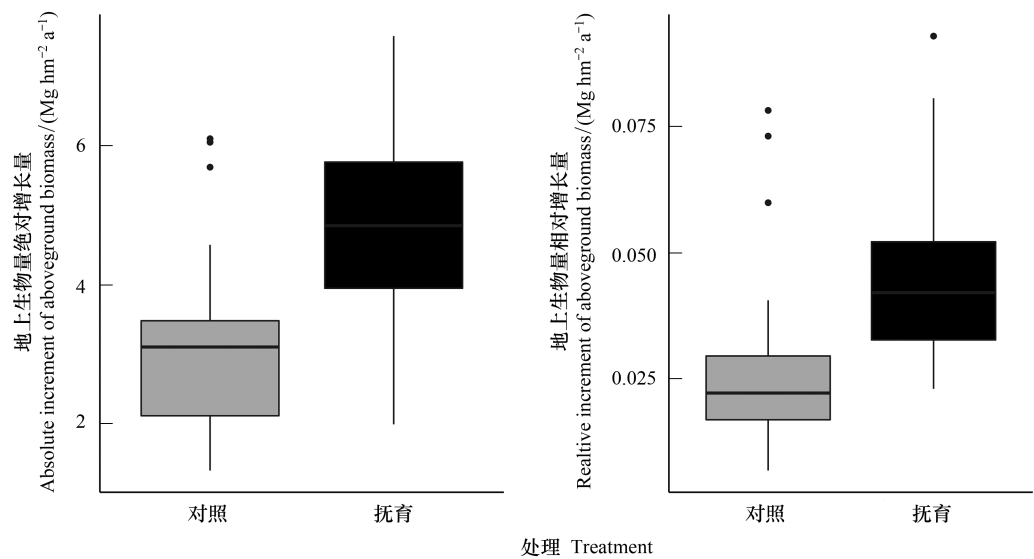


图3 海南热带次生林抚育样地与未抚育样地中地上生物量绝对增长量和相对增长量

Fig.3 The absolute increment and relative increment of the aboveground biomass in control plots and thinning plots in a tropical secondary forest of Hainan

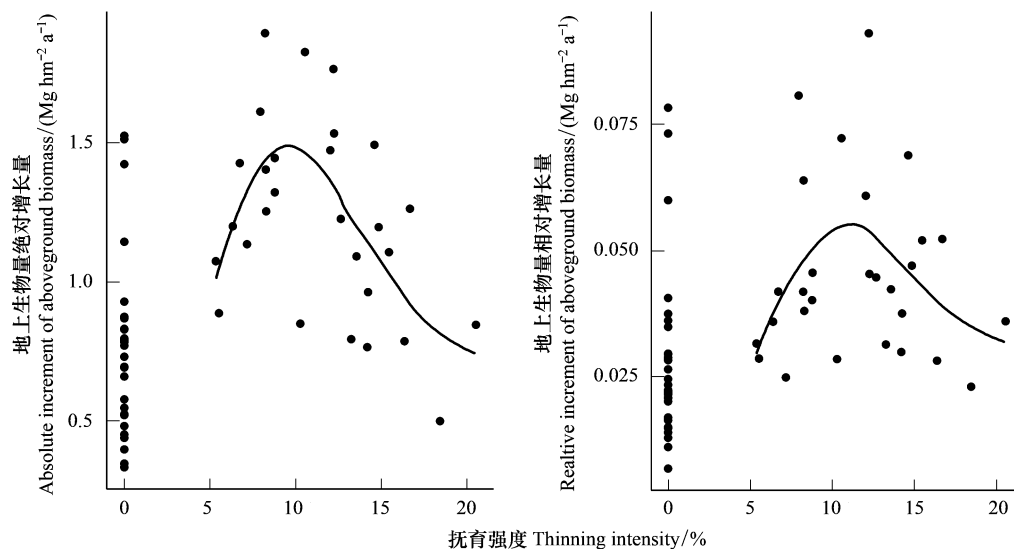


图4 不同抚育强度下海南热带次生林地上生物量的相对增长量和绝对增长量

Fig.4 The absolute increment and relative increment of above-ground biomass under different thinning intensity in a tropical secondary forest of Hainan

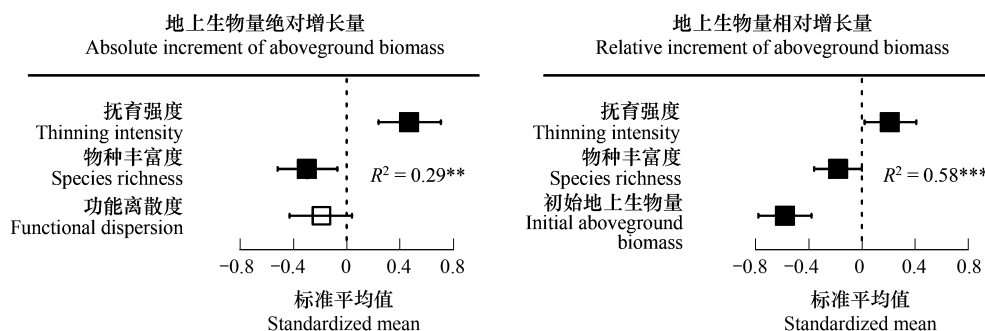


图5 抚育强度、物种丰富度、功能离散度、初始地上生物量对海南热带次生林地上生物量绝对增长量和相对增长量的影响效应

Fig.5 The effect of thinning intensity, species richness, functional dispersion, and initial aboveground biomass on the absolute increment and relative increment of aboveground biomass in a tropical secondary forest of Hainan

3 讨论

3.1 热带次生林的地上生物量累积速度

通常热带次生林在生物量累积方面具有较快的恢复速度^[10, 15]。Poorter 等^[10]综合分析了美洲热带次生林的生物量速度,发现热带次生林大概需要 66 年的恢复时间可以达到老龄林地上生物量 90%的水平,而且年累积速度可以达到 4 Mg/hm²。由于干扰体系、气候条件、立地条件等因素,不同的热带区域地上生物量恢复速度存在较大的差异。多数干扰严重的亚马孙次生林的恢复速度更加缓慢,平均每年碳(通常为地上生物量的 50%)增加的速度仅为 1.08 Mg/hm²^[9]。例如南美洲圭亚那的研究表明,热带次生林在 8 年中每年碳增长的水平仅为 0.89 Mg/hm²,仅仅是中美洲哥斯达黎加次生林的一半速度^[42]。与其它热带地区的次生林相比,海南霸王岭的刀耕火种的强度更高,干扰强度更大^[35],从而导致该地区热带低地雨林次生林的演替速度极为缓慢^[34]。尽管在未修复的次生林(对照样地)中,地上生物量在 5 年内增加了 13.4%,但是地上生物量绝对增长量每年仅为 3.06 Mg/hm²,仅仅略高于南美洲亚马孙和圭亚那热带林的恢复速度^[9, 42]。本研究结果表

明,通过人为抚育间伐措施,修复后的海南热带林次生林地上生物量每年的绝对增长量达到了 4.86 Mg/hm^2 , 达到了美洲雨林次生林的平均恢复速度^[10]。因此这种基于目标树的抚育间伐方式显著提高了次生林地上生物量恢复速度。虽然功能多样性在抚育 5 年后的变化不显著,但是在抚育过程中保留了较多的潜在高度大的树木^[36]。因此从长远来看,通过改善功能性群落结构的主动修复措施将对次生林未来地上生物量的累积具有更为重要的意义^[18, 22]。

3.2 影响地上生物量增长量的因素

抚育强度是影响海南霸王岭热带次生林地上生物量增长速度的重要因素(图 5)。抚育间伐能够通过改变群落组成和树木生长速度^[36]加速热带次生林向该地区老龄林的方向演替。抚育间伐能够直接降低树木个体密度,特别是演替先锋种的个体密度,从而为目标种的生长提供了很多的生态位空间。抚育后留在林下的清除种分解之后,为保留的目标种生长提供了更多的可利用养分^[43]。因此采用积极主动的抚育措施对于加速热带次生林的恢复具有重要意义^[13, 15, 18, 30]。在影响次生林地上生物量相对增长量的因素中,初始地上生物量呈现显著的负效应(图 5)。这表明次生林地上生物量恢复速度随着生物量累积量的提高而逐渐降低。这个规律符合热带次生林地上生物量随着演替过程而逐渐降低的趋势^[10, 44]。演替中后期树木相对生长速度通常低于演替先锋种,由于次生林内中后期物种已经占有较高的比例(图 2)。因此这可能是地上生物量累积速度缓慢的原因之一。如果修复的次生林为中幼龄林,地上生物量相对增长量可能更快。虽然初始生物量影响了地上生物量的相对增长速度,但是对地上生物量的绝对增长速度没有影响,因此整体上的地上生物量呈现了非常显著的增加趋势(图 1)。

与生物量的恢复速度相比,生物多样性的恢复速度更加缓慢^[11]。次生林中开展抚育间伐的最终目的是通过改变群落内物种组成和功能性状结构,提高物种多样性和功能多样性^[13, 31, 45]。大量的生物多样性与生态系统功能的理论和实验研究发现,物种多样性高的群落中生产力通常更高^[46-48]。本结果表明,物种多样性高的次生林中,地上生物量的增长速度反而降低,而且反映物种功能性状差异的功能离散度也呈现了不显著的负效应。然而这种结果并不能说明物种多样性或者功能多样性对热带次生林的实际影响。通常热带次生林的地上生物量增长量会随着演替进程而逐步降低^[10],而物种多样性的增量则随着演替而逐渐增加^[11, 34]。次生林抚育后的短期恢复过程中并没有表现明显的物种多样性和功能多样性变化^[32, 36]。由于物种多样性和功能多样性的作用对生产力的影响是一个长期效应,因此短期内抚育对地上生物量的影响主要通过改善林分结构而促进地上生物量的累积。

3.3 天然次生林的抚育强度

确定合适的森林抚育强度对于森林经营和管理具有重要的意义^[14, 45, 49]。本研究结果表明,10%左右的抚育强度(基于清除的胸高断面积比例)能够保证最高的地上生物量增长量。而随着抚育强度的增加,地上生物量的增长量逐渐降低。前期研究则表明,在 20%左右的抚育强度以下,树木生长速度和补充率都随着抚育强度的提高而增加,而且树木的死亡率并没有受到影响^[36]。因此针对 60 年左右的热带次生林,抚育强度在 10%—20%之间应是一个可操作的强度。东北蒙古栎天然次生林的目标树抚育间伐实验表明,20%的抚育强度能够显著提高目标树蒙古栎和红松的生长率^[22]。大兴安岭地区落叶松用材林的抚育强度对比实验也发现,抚育间伐强度为 20%左右时的经营效果达到最佳水平^[23]。然而不同林龄的次生林抚育强度应有所差异,例如吉林省蒙古栎天然次生林各龄组适宜的间伐强度分别为幼龄林 25%—35%、中龄林 20%—35%、近熟林 15%—30%^[25]。由于目前缺乏南方天然次生林的抚育研究结果,因此确定不同龄级天然次生林的抚育强度还需要更多的对比试验研究。

参考文献(References):

- [1] Barlow J, França F, Gardner T A, Hicks C C, Lennox G D, Berenguer E, Castello L, Economo E P, Ferreira J, Guénard B, Gontijo Leal C, Isaac V, Lees A C, Parr C L, Wilson S K, Young P J, Graham N A J. The future of hyperdiverse tropical ecosystems. *Nature*, 2018, 559(7715): 517-526.

- [2] Lewis S L, Edwards D P, Galbraith D. Increasing human dominance of tropical forests. *Science*, 2015, 349(6250): 827-832.
- [3] Hubau W, Lewis S L, Phillips O L, Affum-Baffoe K, Bectman H, Cuní-Sánchez A, Daniels A K, Ewango C E N, Fauset S, Mukinzi J M, Sheil D, Sonké B, Sullivan M J P, Sunderland T C H, Taedoum H, Thomas S C, White L J T, Abernethy K A, Adu-Bredu S, Amani C A, Baker T R, Banin L F, Baya F, Begne S K, Bennett A C, Benedet F, Bitariho R, Bocko Y E, Boeckx P, Boundja P, Brienen R J W, Brncic T, Chezeaux E, Chuyong G B, Clark C J, Collins M, Comiskey J A, Coomes D A, Dargie G C, de Haulleville T, Kamdem M N D, Doucet J L, Esquivel-Muelbert A, Feldpausch T R, Fofanah A, Foli E G, Gilpin M, Gloor E, Gonmadje C, Gourlet-Fleury S, Hall J S, Hamilton A C, Harris D J, Hart T B, Hockemba M B N, Hladik A, Ifo S A, Jeffery K J, Jucker T, Yakusu E K, Kearsley E, Kenfack D, Koch A, Leal M E, Levesley A, Lindsell J A, Lisingo J, Lopez-Gonzalez G, Lovett J C, Makana J R, Malhi Y, Marshall A R, Martin J, Martin E H, Mbayu F M, Medjibe V P, Mihindou V, Mitchard E T A, Moore S, Munishi P K T, Bengone N N, Ojo L, Ondo F E, Peh K S H, Pickavance G C, Poulsen A D, Poulsen J R, Qie L, Reitsma J, Rovero F, Swaine M D, Talbot J, Taplin J, Taylor D M, Thomas D W, Toirambe B, Mukendi J T, Tuagben D, Umunay P M, van der Heijden G M F, Verbeeck H, Vleminckx J, Willcock S, Wöll H, Woods J T, Zemagho L. Asynchronous carbon sink saturation in African and Amazonian tropical forests. *Nature*, 2020, 579(7797): 80-87.
- [4] Arroyo-Rodríguez V, Melo F P L, Martínez-Ramos M, Bongers F, Chazdon R L, Meave J A, Norden N, Santos B A, Leal I R, Tabarelli M. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. *Biological Reviews*, 2017, 92(1): 326-340.
- [5] Brienen R J W, Phillips O L, Feldpausch T R, Gloor E, Baker T R, Lloyd J, Lopez-Gonzalez G, Monteagudo-Mendoza A, Malhi Y, Lewis S L, Vásquez Martínez R, Alexiades M, Álvarez Dávila E, Alvarez-Loayza P, Andrade A, Aragão L E O C, Araujo-Murakami A, Arets E J M M, Arroyo L, Aymard C G A, Banki O S, Baraloto C, Barroso J, Bonal D, Boot R G A, Camargo J L C, Castilho C V, Chama V, Chao K J, Chave J, Comiskey J A, Cornejo Valverde F, da Costa L, de Oliveira E A, Di Fiore A, Erwin T L, Fauset S, Forsthofer M, Galbraith D R, Grahame E S, Groot N, Herault B, Higuchi N, Honorio Coronado E N, Keeling H, Killeen T J, Laurance W F, Laurance S, Licona J, Magnussen W E, Marimon B S, Marimon-Junior B H, Mendoza C, Neill D A, Nogueira E M, Núñez P, Pallqui Camacho N C, Parada A, Pardo-Molina G, Peacock J, Pena-Claros M, Pickavance G C, Pitman N C A, Poorter L, Prieto A, Quesada C A, Ramirez F, Ramirez-Angulo H, Restrepo Z, Roopsind A, Rudas A, Salomão R P, Schwarz M, Silva N, Silva-Espejo J E, Silveira M, Stropp J, Talbot J, ter Steege H, Teran-Aguilar J, Terborgh J, Thomas-Caesar R, Toledo M, Torello-Raventos M, Umetsu R K, van der Heijden G M F, van der Hout P, Guimarães Vieira I C, Vieira S A, Vilanova E, Vos V A, Zagt R J. Long-term decline of the Amazon carbon sink. *Nature*, 2015, 519(7543): 344-348.
- [6] Chazdon R L, Guariguata M R. Natural regeneration as a tool for large-scale forest restoration in the tropics: prospects and challenges. *Biotropica*, 2016, 48(6): 716-730.
- [7] Gibson L, Lee T M, Koh L P, Brook B W, Gardner T A, Barlow J, Peres C A, Bradshaw C J A, Laurance W F, Lovejoy T E, Sodhi N S. Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity. *Nature*, 2011, 478(7369): 378-381.
- [8] Chazdon R L, Peres C A, Dent D, Sheil D, Lugo A E, Lamb D, Stork N E, Miller S E. The potential for species conservation in tropical secondary forests. *Conservation Biology*, 2009, 23(6): 1406-1417.
- [9] Elias F, Ferreira J, Lennox G D, Berenguer E, Ferreira S, Schwartz G, de Oliveira Melo L, Reis Júnior D N, Nascimento R O, Ferreira F N, Espírito-Santo F, Smith C C, Barlow J. Assessing the growth and climate sensitivity of secondary forests in highly deforested Amazonian landscapes. *Ecology*, 2020, 101(3): e02954.
- [10] Poorter L, Bongers F, Aide T M, Almeyda Zambrano A M, Balvanera P, Becknell J M, Boukili V, Brancalion P H S, Broadbent E N, Chazdon R L, Craven D, de Almeida-Cortez J S, Cabral G A L, de Jong B H J, Denslow J S, Dent D H, DeWalt S J, Dupuy J M, Durán S M, Espírito-Santo M M, Fandino M C, César R G, Hall J S, Hernandez-Stefanoni J L, Jakovac C C, Junqueira A B, Kennard D, Letcher S G, Licona J C, Lohbeck M, Marín-Spiotta E, Martínez-Ramos M, Massoca P, Meave J A, Mesquita R, Mora F, Muñoz R, Muscarella R, Nunes Y R E, Ochoa-Gaona S, de Oliveira A A, Orihuela-Belmonte E, Peña-Claros M, Pérez-García E A, Piotto D, Powers J S, Rodríguez-Velázquez J, Romero-Pérez I E, Ruíz J, Saldarriaga J G, Sanchez-Azofeifa A, Schwartz N B, Steininger M K, Swenson N G, Toledo M, Uriarte M, van Breugel M, van der Wal H, Veloso M D M, Vester H F M, Vicentini A, Vieira I C G, Bentos T V, Williamson G B, Rozendaal D M A. Biomass resilience of Neotropical secondary forests. *Nature*, 2016, 530(7589): 211-214.
- [11] Rozendaal D M A, Bongers F, Aide T M, Alvarez-Dávila E, Ascarrunz N, Balvanera P, Becknell J M, Bentos T V, Brancalion P H S, Cabral G A L, Calvo-Rodríguez S, Chave J, César R G, Chazdon R L, Condit R, Dalling J S, de Almeida-Cortez J S, de Jong B, de Oliveira A, Denslow J S, Dent D H, DeWalt S J, Dupuy J M, Durán S M, Dutrieux L P, Espírito-Santo M M, Fandino M C, Fernandes G W, Finegan B, García H, Gonzalez N, Moser V G, Hall J S, Hernández-Stefanoni J L, Hubbell S, Jakovac C C, Hernández A J, Junqueira A B, Kennard D, Larpin D, Letcher S G, Licona J C, Lebríja-Trejos E, Marín-Spiotta E, Martínez-Ramos M, Massoca P E S, Meave J A, Mesquita R C G, Mora F, Müller S C, Muñoz R, de Oliveira Neto S N, Norden N, Nunes Y R F, Ochoa-Gaona S, Ortiz-Malavassi E, Ostertag R, Peña-Claros M, Pérez-García E A, Piotto D, Powers J S, Aguilar-Cano J, Rodríguez-Buritica S, Rodríguez-Velázquez J, Romero-Romero M A, Ruíz J, Sanchez-Azofeifa A, de

- Almeida A S, Silver W L, Schwartz N B, Thomas W W, Toledo M, Uriarte M, de Sá Sampaio E V, van Breugel M, van der Wal H, Martins S V, Veloso M D M, Vester H F M, Vicentini A, Vieira I C G, Villa P, Williamson G B, Zanini K J, Zimmerman J, Poorter L. Biodiversity recovery of Neotropical secondary forests. *Science Advances*, 2019, 5(3): eaau3114.
- [12] Chazdon R L. *Second Growth: The Promise of Tropical Forest Regeneration in an Age of Deforestation*. Chicago: University of Chicago Press, 2014.
- [13] Dwyer J M, Fensham R, Buckley Y M. Restoration thinning accelerates structural development and carbon sequestration in an endangered Australian ecosystem. *Journal of Applied Ecology*, 2010, 47(3): 681-691.
- [14] 李春明, 杜纪山, 张会儒. 抚育间伐对森林生长的影响及其模型研究. *林业科学研究*, 2003, 16(5): 636-641.
- [15] Wang D, Olatunji O A, Xiao J L. Thinning increased fine root production, biomass, turnover rate and understory vegetation yield in a Chinese fir plantation. *Forest Ecology and Management*, 2019, 440: 92-100.
- [16] Ouédraogo D Y, Beina D, Picard N, Mortier F, Baya F, Gourlet-Fleury S. Thinning after selective logging facilitates floristic composition recovery in a tropical rain forest of Central Africa. *Forest Ecology and Management*, 2011, 262(12): 2176-2186.
- [17] Sohn J A, Saha S, Bauhus J. Potential of forest thinning to mitigate drought stress: a meta-analysis. *Forest Ecology and Management*, 2016, 380: 261-273.
- [18] Aldea J, Bravo F, Bravo-Oviedo A, Ruiz-Peinado R, Rodríguez F, del Río M. Thinning enhances the species-specific radial increment response to drought in Mediterranean pine-oak stands. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2017, 237-238: 371-383.
- [19] 郝珉辉, 李晓宇, 夏梦洁, 何怀江, 张春雨, 赵秀海. 抚育采伐对蛟河次生针阔混交林功能结构和谱系结构的影响. *林业科学*, 2018, 54(5): 1-9.
- [20] 于世川, 张文辉, 尤健健, 邓磊, 黄财智, 邢忠利, 樊蓉蓉, 何婷. 抚育间伐对黄龙山辽东栎林木形质的影响. *林业科学*, 2017, 53(11): 104-113.
- [21] 雷相东, 陆元昌, 张会儒, 张则路, 陈晓光. 抚育间伐对落叶松云冷杉混交林的影响. *林业科学*, 2005, 41(4): 78-85.
- [22] 张晓红, 张会儒, 卢军, 雷相东. 目标树抚育间伐对蒙古栎天然次生林生长的初期影响. *林业科学*, 2020, 56(10): 83-92.
- [23] 朱玉杰, 董希斌. 大兴安岭地区落叶松用材林不同抚育间伐强度经营效果评价. *林业科学*, 2016, 52(12): 29-38.
- [24] 尤文忠, 赵刚, 张慧东, 郭元涛, 颜廷武, 魏文俊, 毛沂新. 抚育间伐对蒙古栎次生林生长的影响. *生态学报*, 2015, 35(1): 56-64.
- [25] 全锋, 周超凡, 段光爽, 胡雪凡, 张会儒, 雷相东. 基于蓄积生长率的蒙古栎天然次生林抚育间伐研究. *林业科学研究*, 2020, 33(2): 61-68.
- [26] 明安刚, 张治军, 湛红辉, 张显强, 陶怡, 苏勇. 抚育间伐对马尾松人工林生物量与碳贮量的影响. *林业科学*, 2013, 49(10): 1-6.
- [27] 王晓荣, 雷蕾, 付甜, 潘磊, 曾立雄, 肖文发. 抚育择伐对马尾松林凋落叶分解速率和养分释放的短期影响. *林业科学*, 2020, 56(4): 12-21.
- [28] Brancalion P H S, Niamir A, Broadbent E, Crouzeilles R, Barros F S M, Almeyda Zambrano A M, Baccini A, Aronson J, Goetz S, Reid J L, Strassburg B B N, Wilson S, Chazdon R L. Global restoration opportunities in tropical rainforest landscapes. *Science Advances*, 2019, 5(7): eaav3223.
- [29] Cerullo G R, Edwards D P. Actively restoring resilience in selectively logged tropical forests. *Journal of Applied Ecology*, 2019, 56(1): 107-118.
- [30] Hu J, Herbohn J, Chazdon R L, Baynes J, Vancley J K. Above-ground biomass recovery following logging and thinning over 46 years in an Australian tropical forest. *Science of the Total Environment*, 2020, 734: 139098.
- [31] 路兴慧, 臧润国, 丁易, 黄继红, 杨秀森, 周亚东. 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. *生物多样性*, 2015, 23(1): 79-88.
- [32] 丁易, 路兴慧, 臧润国, 黄继红, 杨秀森, 周亚东, 黄勇, 冯业洲. 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. *林业科学研究*, 2016, 29(4): 480-486.
- [33] Bu W S, Zang R G, Ding Y. Field observed relationships between biodiversity and ecosystem functioning during secondary succession in a tropical lowland rainforest. *Acta Oecologica*, 2014, 55: 1-7.
- [34] 丁易, 臧润国. 海南岛霸王岭热带低地雨林植被恢复动态. *植物生态学报*, 2011, 35(5): 577-586.
- [35] Ding Y, Zang R G, Letcher S G, Liu S R, He F L. Disturbance regime changes the trait distribution, phylogenetic structure and community assembly of tropical rain forests. *Oikos*, 2012, 121(8): 1263-1270.
- [36] Ding Y, Zang R G. Effects of thinning on the demography and functional community structure of a secondary tropical lowland rain forest. *Journal of Environmental Management*, 2021, 279: 111805.
- [37] Laliberté E, Legendre P. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 2010, 91(1): 299-305.
- [38] 周亚东, 丁易, 许涵, 杨秀森, 周光益, 龙文兴, 臧润国, 路兴慧, 黄继红, 刘海伟, 邱治军. 热带次生林抚育技术规程. 北京: 中国标准出版社, 2015.
- [39] van Breugel M, Ransijn J, Craven D, Bongers F, Hall J S. Estimating carbon stock in secondary forests: decisions and uncertainties associated with

- allometric biomass models. *Forest Ecology and Management*, 2011, 262(8): 1648-1657.
- [40] R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2020.
- [41] Burnham K P, Anderson D R. Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information—Theoretic Approach. 2nd ed. Berlin: Springer, 2002.
- [42] Chave J, Piponiot C, Marechaux I, de Foresta H, Larpin D, Fischer F J, Derroire G, Vincent G, Hérault B. Slow rate of secondary forest carbon accumulation in the Guianas compared with the rest of the Neotropics. *Ecological Applications*, 2020, 30(1): e02004.
- [43] Lei L, Xiao W F, Zeng L X, Frey B, Huang Z L, Zhu J H, Cheng R M, Li M H. Effects of thinning intensity and understory removal on soil microbial community in *Pinus massoniana* plantations of subtropical China. *Applied Soil Ecology*, 2021, 167: 104055.
- [44] Chazdon R L, Broadbent E N, Rozendaal D M A, Bongers F, Zambrano A M A, Aide T M, Balvanera P, Becknell J M, Boukili V, Brancalion P H S, Craven D, Almeida-Cortez J S, Cabral G A L, de Jong B, Denslow J S, Dent D H, DeWalt S J, Dupuy J M, Durán S M, Espirito-Santo M M, Fandino M C, César R G, Hall J S, Hernández-Stefanoni J L, Jakovac C C, Junqueira A B, Kennard D, Letcher S G, Lohbeck M, Martínez-Ramos M, Massoca P, Meave J A, Mesquita R, Mora F, Muñoz R, Muscarella R, Nunes Y R F, Ochoa-Gaona S, Orihuela-Belmonte E, Peña-Claros M, Pérez-García E A, Piotto D, Powers J S, Rodríguez-Velazquez J, Romero-Pérez I E, Ruíz J, Saldarriaga J G, Sanchez-Azofeifa A, Schwartz N B, Steininger M K, Swenson N G, Uriarte M, van Breugel M, van der Wal H, Veloso M D M, Vester H, Vieira I C G, Bentos T V, Williamson G B, Poorter L. Carbon sequestration potential of second-growth forest regeneration in the Latin American tropics. *Science Advances*, 2016, 2(5): e1501639.
- [45] 赵中华, 白登忠, 惠刚盈, 袁士云. 小陇山不同经营措施下次生锐齿栎天然林物种多样性研究. *林业科学研究*, 2013, 26(3): 326-331.
- [46] Huang Y Y, Chen Y X, Castro-Izaguirre N, Baruffol M, Brezzi M, Lang A, Li Y, Härdtle W, von Oheimb G, Yang X F, Liu X J, Pei K Q, Both S, Yang B, Eichenberg D, Assmann T, Bauhus J, Behrens T, Buscot F, Chen X Y, Chesters D, Ding B Y, Durka W, Erfmeier A, Fang J Y, Fischer M, Guo L D, Guo D L, Gutknecht J L M, He J S, He C L, Hector A, Hönig L, Hu R Y, Klein A M, Kühn P, Liang Y, Li S, Michalski S, Scherer-Lorenzen M, Schmidt K, Scholten T, Schuldt A, Shi X Z, Tan M Z, Tang Z Y, Trogisch S, Wang Z W, Welk E, Wirth C, Wubet T, Xiang W H, Yu M J, Yu X D, Zhang J Y, Zhang S R, Zhang N L, Zhou H Z, Zhu C D, Zhu L, Bruelheide H, Ma K P, Niklaus P A, Schmid B. Impacts of species richness on productivity in a large-scale subtropical forest experiment. *Science*, 2018, 362(6410): 80-83.
- [47] Liang J, Crowther T W, Picard N, Wiser S, Zhou M, Alberti G, Schulze E D, McGuire A D, Bozzato F, Pretzsch H, de-Miguel S, Paquette A, Hérault B, Scherer-Lorenzen M, Barrett C B, Glick H B, Hengeveld G M, Nabuurs G J, Pfautsch S, Viana H, Vibrans A C, Ammer C, Schall P, Verbyla D, Tchebakova N, Fischer M, Watson J V, Chen H Y H, Lei X F, Schelhaas M J, Lu H C, Gianelle D, Parfenova E I, Salas C, Lee E, Lee B, Kim H S, Bruelheide H, Coomes D A, Piotto D, Sunderland T, Schmid B, Gourlet-Fleury S, Sonké B, Tavani R, Zhu J, Brandl S, Vayreda J, Kitahara F, Searle E B, Neldner V J, Ngugi M R, Baraloto C, Frizzera L, Bałazy R, Oleksyn J, Zawila-Niedzwiecki T, Bouriaud O, Bussotti F, Finér L, Jaroszewicz B, Jucker T, Valladares F, Jagodzinski A M, Peri P L, Gonmadje C, Marthy W, O'Brien T, Martin E H, Marshall A R, Rovero F, Bitariho R, Niklaus P A, Alvarez-Loayza P, Chamuya N, Valencia R, Mortier F, Wortel V, Engone-Obiang N L, Ferreira L V, Odeke D E, Vasquez R M, Lewis S L, Reich P B. Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests. *Science*, 2016, 354(6309): aaf8957.
- [48] Tilman D, Isbell F, Cowles J M. Biodiversity and ecosystem functioning. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2014, 45(1): 471-493.
- [49] García C, Espelta J M, Hampe A. Managing forest regeneration and expansion at a time of unprecedented global change. *Journal of Applied Ecology*, 2020, 57(12): 2310-2315.